



# УКРАЇНСЬКИЙ БОТАНІЧНИЙ ЖУРНАЛ

ISSN 2415-8860 (Online)  
ISSN 0372-4123 (Print)

UKRAINIAN BOTANICAL JOURNAL  
*An international journal for botany & mycology*

2019 • 76 • 5



"Український ботанічний журнал" публікує статті з усіх напрямів ботаніки та мікології, в тому числі із загальних питань, систематики, флористики, геоботаніки, екології, еволюційної біології, географії, історії флори та рослинності, а також морфології, анатомії, фізіології, біохімії, клітинної та молекулярної біології рослин і грибів. Статті, повідомлення та інші матеріали публікуються в таких основних розділах: "Загальні проблеми, огляди та дискусії", "Систематика, флористика, географія рослин", "Гриби і грибоподібні організми", "Геоботаніка, екологія, охорона рослинного світу", "Червона книга України", "Флористичні знахідки", "Мікологічні знахідки", "Структурна ботаніка", "Фізіологія, біохімія, клітинна та молекулярна біологія рослин", "Гербарна справа", "Історія науки", "Хроніка", "Ювілейні дати", "Втрати науки", "Рецензії та новини літератури".

Статті друкуються українською, англійською та російською мовами

*Ukrainian Botanical Journal* is a scientific journal publishing articles and contributions on all aspects of botany and mycology, including general issues, taxonomy, floristics, vegetation science, ecology, evolutionary biology, geography, history of flora and vegetation as well as morphology, anatomy, physiology, biochemistry, cell and molecular biology of plants and fungi. Original articles, short communications and other contributions are published in sections "General Issues, Reviews and Discussions", "Plant Taxonomy, Geography and Floristics", "Fungi and Fungi-like Organisms", "Vegetation Science, Ecology, Conservation", "Red Data Book of Ukraine", "Floristic Records", "Mycological Records", "Structural Botany", "Plant Physiology, Biochemistry, Cell Biology and Molecular Biology", "Herbarium Curation", "History of Science", "News and Views", "Anniversary Dates", "In Memoriam", "Reviews and Notices of Publications".

Publication languages: Ukrainian, English and Russian

#### РЕДАКЦІЙНА КОЛЕГІЯ

Головний редактор – Сергій Л. МОСЯКІН

Заступники головного редактора – Ганна В. БОЙКО,  
Віра П. ГАЙОВА

Раїса І. БУРДА, Соломон П. ВАСЦЕР,

Філіп ВЕРЛООВ (Бельгія), Василь П. ГЕЛЮТА,

Зігмантас ГУДЖИНСКАС (Литва), Яків П. ДІДУХ,

Дмитро В. ДУБИНА, Олена К. ЗОЛОТАРЬОВА,

Сергій Я. КОНДРАТЮК, Єлізавета Л. КОРДЮМ,

Ірина А. КОРОТЧЕНКО, Ірина В. КОСАКІВСЬКА,

Кароль МАРГОЛЬД (Словаччина), Евіатар НЕВО (Ізраїль),

Віктор І. ПАРФЬОНОВ (Білорусь), Пітер РЕЙВЕН (США),

Марина М. СУХОМЛІН, Сусуму ТАКАМАЦУ (Японія),

Микола М. ФЕДОРОНЧУК, Олександр Є. ХОДОСОВЦЕВ,

Петро М. ЦАРЕНКО, Ілля І. ЧОРНЕЙ,

Мирослав В. ШЕВЕРА, Юрій Р. ШЕЛЯГ-СОСОНКО,

Наталія М. ШИЯН, Богдан ЯЦКОВЯК (Польща)

Відповідальний секретар Марія Д. АЛЕЙНІКОВА

#### EDITORIAL BOARD

Editor-in-Chief – Sergei L. MOSYAKIN

Associate Editors – Ganna V. BOIKO  
Vera P. HAYOVA

Raisa I. BURDA, Ilyia I. CHORNEY, Yakiv P. DIDUKH,

Dmytro V. DUBYNA, Mykola M. FEDORONCHUK,

Zigmantas GUDŽINSKAS (Lithuania), Vasyl P. HELUTA,

Bogdan JACKOWIAK (Poland), Olexander E. KHODOSOVTSSEV,

Sergei Y. KONDRATYUK, Elizabeth L. KORDYUM,

Iryna A. KOROTCHENKO, Iryna V. KOSAKIVSKA,

Karol MARHOLD (Slovakia), Eviatar NEVO (Israel),

Victor I. PARFENOV (Belarus), Peter RAVEN (USA),

Yuriy R. SHELYAG-SOSONKO, Myroslav V. SHEVERA,

Natalia M. SHYIAN, Maryna M. SUKHOMLYN,

Susumu TAKAMATSU (Japan), Petro M. TSARENKO,

Filip VERLOOVE (Belgium), Solomon P. WASSER,

Olena K. ZOLOTAREVA

Editorial Assistant – Mariya D. ALEINIKOVA

---

На першій сторінці обкладинки: *Prunus spinosa*. Фото © Тамари Кореневої

Front page: *Prunus spinosa*. Photo by © Tamara Korenieva

---

Редакція "Українського ботанічного журналу"  
✉ Інститут ботаніки НАН України  
вул. Терещенківська 2, Київ 01004, Україна

(044) 235-41-82  
secretary\_ubzh@ukr.net  
<https://ukrbotj.co.ua>

# УКРАЇНСЬКИЙ 2019 • 76 • 5 БОТАНІЧНИЙ ЖУРНАЛ UKRAINIAN BOTANICAL JOURNAL

НАУКОВИЙ ЖУРНАЛ • ЗАСНОВАНИЙ 1921 р. • SCIENTIFIC JOURNAL • PUBLISHED SINCE 1921

## З М І С Т

### *Систематика, флористика, географія рослин*

- Мосякін С.Л., МакНіл Дж., Бойко Г.В. Нотатки про правильну типіфікацію назв таксонів, описаних М.С. Турчаніновим у серії статей "Animadversiones...", з кількома прикладами ..... 379
- Зандер Р.Г. Внутрішньовидові молекулярні дерева пов'язані з послідовною макроеволюцією у родині *Pottiaceae* (*Bryophyta*) ..... 390
- Красиленко Ю.А., Глеб Р.Ю., Волюца О.Д. *Loranthus europaeus* (*Loranthaceae*) в Україні: огляд особливостей поширення та рослин-господарів ..... 406
- Безусько Л.Г., Цимбалюк З.М., Мосякін С.Л., Ниценко Л.М. Участь *Ceratocarpus arenarius* (*Chenopodiaceae*) у пізньольодовикових та голоценових палінофлорах рівнинної частини України ..... 418

### *Гриби і грибоподібні організми*

- Гельота В.П., Асьов Б., Гайова В.П. Поширення в Україні та попередня оцінка рідкісного гриба *Hemileccinum depilatum* (*Boletales, Basidiomycota*) ..... 427

### *Геоботаніка, екологія, охорона рослинного світу*

- Устименко П.М., Попович С.Ю., Дубина Д.В. Сучасні тенденції динаміки раритетних фітоценозів України та зміна парадигми абсолютної заповідності ..... 434

### *Мікологічні знахідки*

- Тихоненко Ю.Я., Гайова В.П. Перші знахідки *Puccinia bornmuelleri* (*Pucciniales*) в Україні ..... 445

### *Фізіологія, біохімія, клітинна та молекулярна біологія рослин*

- Бойко С.М. Ступінь генетичної диференціації локальних популяцій *Schizophyllum commune* (*Agaricales, Basidiomycota*) південної частини Києва ..... 451
- Зубровська О.М., Гришко В.М. Інтенсивність процесів пероксидного окиснення ліпідів та функціональний стан деревних насаджень при забрудненні довкілля важкими металами ..... 458

### *Втрати науки*

- Шевера М.В., Протопопова В.В., Заліберова М., Маскова Я., Тохтарь В.К., Ростанський А. Пам'яті чеського ботаніка доктора Владіміра Єгліка (1940–2019) ..... 469

## CONTENTS

### *Plant Taxonomy, Geography and Floristics*

- Mosyakin S.L., McNeill J., Boiko G.V. Comments on proper type designation for names of taxa validated by Turczaninow in his *Animadversiones*, with case studies . . . . . 379
- Zander R.H. Intraspecific molecular trees are associated with serial macroevolution in *Pottiaceae* (*Bryophyta*) . . . . . 390
- Krasylenko Yu.A., Gleb R.Yu., Volutsa O.D. *Loranthus europaeus* (*Loranthaceae*) in Ukraine: an overview of distribution patterns and hosts . . . . . 406
- Bezusko L.G., Tsybalyuk Z.M., Mosyakin S.L., Nitsenko L.M. Participation of *Ceratocarpus arenarius* (*Chenopodiaceae*) in the Late Glacial and Holocene palynofloras of the plain part of Ukraine. . . . . 418

### *Fungi and Fungi-like Organisms*

- Heluta V.P., Assyov B., Hayova V.P. Distribution and preliminary assessment of a rare fungus *Hemileccinum depilatum* (*Boletales*, *Basidiomycota*) in Ukraine . . . . . 427

### *Vegetation Science, Ecology, Conservation*

- Ustymenko P.M., Popovych S.Yu., Dubyna D.V. Current trends in the dynamics of rare phytocoenoses in Ukraine and modification of the concept of absolute conservation. . . . . 434

### *Mycological Records*

- Tykhonenko Yu.Ya., Hayova V.P. First records of *Puccinia bornmuelleri* (*Pucciniales*) in Ukraine . . . . . 445

### *Plant Physiology, Biochemistry, Cell Biology and Molecular Biology*

- Boiko S.M. The degree of genetic differentiation of local populations of *Schizophyllum commune* (*Agaricales*, *Basidiomycota*) in the southern part of Kyiv. . . . . 451
- Zubrovskaya O.M., Gryshko V.M. Intensity of lipid peroxidation processes and state of tree plantations under heavy metal pollution . . . . . 458

### *In Memory*

- Shevera M.V., Protopopova V.V., Zaliberová M., Májeková J., Tokhtar V.K., Rostański A. In memory of the Czech botanist, Dr. Vladimír Jehlík (1940–2019). . . . . 469



<https://doi.org/10.15407/ukrbotj76.05.379>

## Comments on proper type designation for names of taxa validated by Turczaninow in his *Animadversiones*, with case studies

Sergei L. MOSYAKIN<sup>1</sup>, John McNEILL<sup>2</sup>, Ganna V. BOIKO<sup>1</sup>

<sup>1</sup> M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine

<sup>2</sup> Tereshchenkivska Str., Kyiv 01601, Ukraine

*s\_mosyakin@hotmail.com*

*bav22@ukr.net*

<sup>2</sup> Royal Botanic Garden Edinburgh, Edinburgh EH3 5LR, Scotland, U.K.

& Royal Ontario Museum, Toronto, Canada

*JMcNeill@rbge.org.uk*

Mosyakin S.L., McNeill J., Boiko G.V. 2019. Comments on proper type designation for names of taxa validated by Turczaninow in his *Animadversiones*, with case studies. *Ukrainian Botanical Journal*, 76(5): 379–389.

**Abstract.** General recommendations regarding proper type designation of names of taxa described by Turczaninow in his *Animadversiones* series of articles (as well as in some other publications) are provided. It is concluded that, as clearly indicated in the protologues, all (or almost all) taxa described in these publications are based on specimens from the private herbarium of Turczaninow which was donated in the 1840s to the Kharkiv University (CWU) and in the 1940s was transferred to the Institute of Botany in Kyiv (KW). Consequently, holotypes and syntypes of these taxa are now almost exclusively in KW. Several cases of correct and incorrect type designations are discussed, specifically of some South American *Brassicaceae*, *Geraniaceae* and *Hypericaceae*, Central American *Malvaceae*, and southern African *Polygalaceae*. Information on the re-discovered holotype (KW) of *Abelmoschus achaniooides* Turcz. (now accepted as *Malvaviscus achaniooides* (Turcz.) Fryxell, *Malvaceae*) is provided, and an earlier lectotypification of that name with a specimen from G is considered ineffective. The holotype of *Stenocalyx involutus* Turcz. (now considered a synonym of *Mezia includens* (Benth.) Cuatrec., *Malpighiaceae*) was originally in the Turczaninow herbarium, but the whole folder with that specimen is now missing in KW (considered lost or destroyed), and it was already missing in the mid-1920s, when the collection was still in CWU. Because of that the lectotype of *S. involutus* is designated here, the specimen from MPU, to replace the lost or destroyed holotype. The need for thorough analysis of protologues, available original material, and associated information for correct type designation/indication is emphasized.

**Keywords:** bibliography, *Brassicaceae*, *Geraniaceae*, herbarium, *Malpighiaceae*, *Malvaceae*, nomenclature, *Polygalaceae*, taxonomy, type, typification

Submitted 31 July 2019. Published 31 October 2019

Мосякін С.Л.<sup>1</sup>, МакНіл Дж.<sup>2</sup>, Бойко Г.В.<sup>1</sup> Нотатки про правильну типіфікацію назв таксонів, описаних М.С. Турчаніновим у серії статей "Animadversiones...", з кількома прикладами. *Український ботанічний журнал*, 76(5): 379–389.

<sup>1</sup> Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України

вул. Терещенківська 2, Київ 01004, Україна

<sup>2</sup> Единбурзький Королівський ботанічний сад, Единбург EH3 5LR, Шотландія, Сполучене Королівство

Королівський музей Онтаріо, Торонто, Канада

**Реферат.** Наведені загальні рекомендації щодо правильного позначення типів назв таксонів, що були описані М.С. Турчаніновим у серії статей "Animadversiones..." (а також у деяких інших його публікаціях). На основі чітких вказівок у протологах зроблено висновок про те, що усі (або майже всі) таксони, описані в цих публікаціях, базуються на зразках з приватного гербарію Турчанінова, який у 1840-х роках був подарований ним Харківському університету (CWU), а у 1940-х роках переміщений до Інституту ботаніки у Києві (KW). Отже, голотики та синтипи цих таксонів зараз знаходяться майже виключно у гербарії KW. Обговорюються декілька випадків правильних та неправильних позначень типів, зокрема, для деяких південноамериканських представників родин *Brassicaceae*, *Geraniaceae* та *Hypericaceae*, центральноамериканських *Malvaceae* та південноафриканських *Polygalaceae*. Наведена інформація про віднайденій у KW голотип *Abelmoschus achaniooides* Turcz. (зараз визнаний під назвою *Malvaviscus achaniooides* (Turcz.) Fryxell, *Malvaceae*), а попередня лектотипіфікація цієї назви зразком з гербарію G визнана недійсною. Голотип *Stenocalyx involutus* Turcz. (нині розглядається як синонім визнаної назви *Mezia includens* (Benth.) Cuatrec., *Malpighiaceae*) раніше знаходився у гербарії Турчанінова, але всієї папки з цим зразком у KW зараз немає; вона вважається втраченою і вже була відсутня у середині 1920-х років, коли колекція ще перебувала в CWU. З цієї причини назва *S. involutus* лектотипіфікована тут зразком з гербарію MPU, на заміну втраченого або знищеного голотипу. Наголошується на необхідності ретельного аналізу протологів, наявного оригінального матеріалу та асоційованої інформації для правильної типіфікації.

**Ключові слова:** *Brassicaceae*, *Geraniaceae*, *Malpighiaceae*, *Malvaceae*, *Polygalaceae*, бібліографія, гербарій, номенклатура, систематика, тип, типіфікація

© 2019 S.L. Mosyakin, J. McNeill, G.V. Boiko. Published by the M.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine. This is an open access article under the terms of the Creative Commons Attribution License (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>), which permits use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited

## Introduction

Nikolai S. Turczaninow (1796–1863; Николай Степанович Турчанинов in Russian, Микола Степанович Турчанинов in Ukrainian, also sometimes transliterated as Turczaninov, Turchaninov, Turtschaninow, or Turczaninoff), despite his amateur background (professionally he was a government administrator), was a prolific plant taxonomist of the 19<sup>th</sup> century who described numerous new taxa of plants from almost all parts of the world, especially Asia, South and Central America, southern Africa, and Australasia. Only a few species were described by him from Europe and North America north of Mexico. The number of plant names validated by Turczaninow is estimated at 172 genera and 1563 species (Myakushko, 1976; Myakushko et al., 1979; Shiyani, 2011), but these figures may be incomplete. The search in the *IPNI* database (<https://www.ipni.org/>, accessed 16 May 2019) resulted in 4170 records (including nomenclatural combinations), but some of those records are duplicates.

Many new genera and species were described by Turczaninow in three articles of his *Animadversiones* series published in five issues of *Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou* (Turczaninow, 1855, 1858a, 1858b, 1859, 1863). The complete bibliography is available from Stafleu and Cowan (1986: 541); however, there are several still remaining bibliographic problems. For example, the first article was probably released as a separate preprint in 1854 before its publication in the journal in 1855. Sometimes these publications are cited incorrectly or incompletely, partly because of a specific and potentially confusing system of pagination used in volumes of the journal in the mid-19<sup>th</sup> century. In those times each volume of *Bulletin...* often consisted of two **separately paginated** parts, each with two issues ("numbers"). Thus, when citing publications in volumes of *Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou* with separate pagination of parts, it is important to indicate not just the issue number, but also the part number, and the issue and part numbers should not be confused. For example, the last article of the *Animadversiones* series (Turczaninow 1863) was published in part 1, issue 2 of volume 36, but not in part 2, as it was erroneously indicated in Stafleu and Cowan (1986: 541).

Almost all new taxa described by Turczaninow in his *Animadversiones* articles were based, unless noted otherwise, on specimens from his personal herbarium

that he donated in the late 1840s to the Imperial Khar'kov [Kharkiv] University (now V.N. Karazin National University of Kharkiv, CWU<sup>1</sup>) in exchange for a modest annual pension from the University (unfortunately, soon cut down and then cancelled by the university authorities) and the possibility to continue his studies and curation of the herbarium. The fact that Turczaninow used exclusively (or almost exclusively) the specimens from his collection is properly reflected even in the titles of his articles: *Animadversiones ad primam partem herbarii Turczaninowiani, nunc Universitatis Caesariae Charkowiensis* (Turczaninow, 1855), *Animadversiones in secundam partem herbarii Turczaninowiani, nunc Universitatis Caesariae Charkowiensis* [*Animadversiones* Part 2, published in three issues] (Turczaninow, 1858a, 1858b, 1859), and *Animadversiones ad catalogum primum et secundum herbarii Universitatis Charkowiensis* [Addenda to *Animadversiones* Parts 1 and 2] (Turczaninow, 1863). Thus, Turczaninow in fact explicitly stated that his *Animadversiones* constitute an annotated catalogue of selected (most interesting from his viewpoint) specimens from his personal herbarium, since the 1840s kept in CWU and in the 1940s transferred to KW.

The Turczaninow historical collection (informally referred to as KW-TURCZ) is now deposited at the National Herbarium of Ukraine in Kyiv (KW). It was transferred from Kharkiv (CWU) to Kyiv at the end of World War II (for history of the Turczaninow herbarium, see Myakushko, 1976; Myakushko et al., 1979; Marchant, 1990; Kamelin, Sytin, 1997; Shiyani, 2011; Mosyakin et al., 2018; and references therein). The specific circumstances of this transfer from CWU to KW remain insufficiently known.

The collection is kept separately from other KW collections and is estimated to contain at least 150 000 (more probably 170 000 or more) specimens representing ca. 53 000 plant taxa from all parts of the Globe (see Shiyani (2011), and references therein). The exact number of specimens is difficult to estimate because the main part of the collection remains unmounted, kept as it was originally maintained by Turczaninow (which is important for maintaining the original arrangement of plant material and associated labels and folders for further research), and many sheets contain two or more specimens with associated labels.

<sup>1</sup> Herbarium acronyms are given following *Index Herbariorum* (Thiers 2008–onward).

In the 1970s the curatorial staff of KW led by Taisia Ya. Myakushko [Omel'chuk-Myakushko] started activities aimed at inventory, cataloguing, and mounting of types of taxa validated by Turczaninow. By 1979 the managed and mounted part of the type collection contained ca. 1120 specimens, also systematized in a card catalogue. The plant families best represented in the catalogue were *Myrtaceae* (128 species), *Asteraceae* (109), *Fabaceae* (78), *Verbenaceae* (72), *Sterculiaceae* (62), *Malvaceae* (44), *Tiliaceae* (39), *Rutaceae* (39), *Apocynaceae* (38), *Apiaceae* (22), etc. (Myakushko et al., 1979, 1981).

Since then, additional type specimens were revealed and added to the type collection, and all these specimens were digitized and databased in the course of implementation of three projects supported by The Andrew W. Mellon Foundation during 2007–2016 within the framework of the African Plants Initiative, Latin American Plants Initiative, and the Global Plants Initiative. Now these digital images and associated data are available through *JSTOR Global Plants* (<https://plants.jstor.org>), as well as other identified type specimens from KW.

It should be noted that in older literature the Turczaninow types were often cited as definitely or supposedly held in St. Petersburg (LE) or Moscow (MW). Those herbaria indeed contain numerous specimens collected by Turczaninow, especially the main part of his Siberian collection, which is best represented in LE (see Lipschitz, Vasilchenko, 1968; Myakushko et al., 1979; etc.). The LE and MW herbaria also contain many duplicates of worldwide gatherings, specimens of which (those kept in his herbarium) were used by Turczaninow, but not the holotypes or syntypes of the names validated in *Animadversiones* and some other Turczaninow's publications; those holotypes and syntypes are now almost exclusively in KW. Seregin (2010: 71) commented on that as follows: "There is a misbelief (see, for instance, the web-version of *Cyclopaedia of Malesian Collectors*), that MW or/and LE possess Turczaninow's holotypes. In the case of MW this belief is largely based on the fact, that his protologues were published in *Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou* (this serial is still continued as *Byulleten' Moskovskogo Obshchestva Ispytatelei Prirody, Otdel Biologicheskii*). The personal collection of Turczaninow with numerous authentic specimens was conserved for a long time in the Kharkov University. Nazi decided to move this treasure to Germany as a war trophy in 1940s, but due

to a logistic mistake the railway carriage had not arrived to the destination point. Turczaninow's herbarium was completely returned by restitution to Kiev soon after the end of World War II. Now this historic collection is conserved in the Kholodny Botanical Institute, Kiev (Ukraine) as a separate unit, and the holotypes should be searched for there" (see also comments in Mosyakin, de Lange, 2019).

Mosyakin and co-authors have already briefly discussed the problem of the type status of original specimens and type designation for plant names validated by Turczaninow in his *Animadversiones*, using the case of two names in *Celastraceae* considered in our proposal to conserve the name *Tontelea attenuata* Miers (1872: 384) against *Maytenus amygdalina* Turczaninow (1858b: 451) (Biral et al., 2019), and the cases of four taxa of *Geraniaceae* described by Turczaninow from New Zealand and Australia (Mosyakin, de Lange, 2019).

Here we provide general recommendations regarding type designation for the names published by Turczaninow, specifically those validated in his *Animadversiones*. These recommendations should not, however, be applied uncritically to taxa described by Turczaninow in his other publications in which no clear statement of the usage of specimens from his own herbarium was present, such as his *Flora-Baicalensis-Dahurica* [see details and bibliography in Stafleu (1969) and Stafleu and Cowan (1986)], and to taxa based on his own field collections in Siberia because it is documented that the author during that period of his activities widely shared his duplicates with many persons and institutions, and his original specimens are now present in many other herbaria, especially G, LE, K, MW, etc. (see Stafleu, Cowan, 1986). Also, it is evident that, for example, in his *Decas...* series (e.g., Turczaninow, 1843, 1847, 1852, etc.; see bibliography in Stafleu, Cowan, 1986) Turczaninow used mainly or exclusively material from his herbarium; however, there is no explicit statement on that in the protologues, with some exceptions. For example, when describing *Holopetalum pumilum* Turczaninow (1843: 51) he cited "Reseda n. 7533 in Drège coll. pl. Capens.", and Drège collections from southern Africa are present in many herbaria. However, Turczaninow (1843: 52) also indicated that seeds in **his** specimens are immature ("Semina in speciminibus meis immatura"), which can be viewed as a reference to his herbarium.

### General guidelines for identification of the type status of original specimens and for typification of plant names validated by Turczaninow in his *Animadversiones*

The following general guidelines provide more detailed recommendations and are based on relevant provisions of Art. 9 of the ICN [here and below the ICN articles refer to the *Shenzhen Code* (Turland et al., 2018), unless noted otherwise], and also explanations and recommendations by McNeill (2014) specifically for holotypes.

(1) For all taxa described by Turczaninow in his *Animadversiones* and some other publications that were explicitly based, unless noted otherwise in the protologue, on specimens from Turczaninow's private herbarium donated first to CWU (in the 1840s) and then transferred to KW (in the 1940s), all (or almost all) types (holotypes or syntypes) are now in KW. Exceptions are very few, and for those exceptional cases Turczaninow usually clearly indicated that he has seen also specimens from other herbaria.

(2) If Turczaninow indicated or mentioned in the protologue just one specimen, and if there is just one corresponding specimen in KW-TURCZ, that specimen should be considered the holotype and that type designation is final (Art. 9.1 of the ICN).

(3) However, "the possibility that the author used additional, uncited specimens or illustrations (which may have been lost or destroyed) must always be considered" (Art. 9.1, Note 1 of the ICN). For such specific cases McNeill (2014: 1113), to ensure validity of type designations on or after 1 January 2001, recommended the following: "It is, therefore, wise for authors who are doubtful as to whether or not a particular specimen in one herbarium is the holotype to cite it as: "Lectotype, designated here (or perhaps holotype)". Thus, if Turczaninow indicated in the protologue just one gathering, and if there is just one corresponding extant specimen in KW-TURCZ, that specimen is most probably the holotype. If that KW specimen was cited/designated as the holotype, lectotype, or just "type" prior to 1 January 2001, that type designation should stand even if an additional original specimen or specimens studied by Turczaninow is/are found in KW. In that case the specimen first designated as the "holotype" or "type" should be corrected to "lectotype" following Art. 9.10 of the ICN. However, if no type designation for a particular Turczaninow's taxon has been made prior to 1 January 2001, it is possible (or in some cases even advisable) to cite the only existing

original specimen from KW-TURCZ with the type designation as "Lectotype, designated here (or perhaps holotype)", following the recommendation of McNeill (2014).

(4) If Turczaninow indicated in the protologue one gathering but there are two or more corresponding specimens in KW-TURCZ, these specimens are syntypes (Art. 9.6 of the ICN). The lectotype should be selected preferably from these syntypes (Art. 9.11 and 9.12 of the ICN). However, if two or more corresponding sheets in KW-TURCZ have just one **original** label, are clearly **cross-referenced** (for example, as "Sheet 1" and "Sheet 2", or "I" and "II", or "a" and "b", etc.), and belong to one taxon (i.e., do not represent a mixed collection), they may constitute one specimen mounted on two or more sheets (Art. 8.2 and 8.3 of the ICN). Such cross-references, and often also additional curatorial labels (copies of original labels), were usually added by the curatorial staff of KW in the 1970s–1980s (and occasionally later) when the Turczaninow type specimens were pulled out from his mainly unmounted original collection, catalogued on paper cards, and mounted (see Myakushko et al., 1979). If there is just one original specimen in KW-TURCZ mounted on two or more sheets, that specimen is the holotype (but see paragraph (3) above). Examples of such type specimens mounted on two sheets are *Maytenus amygdalina* Turcz. (holotype on KW001001094 and KW001001095; see Biral et al., 2019) and *Erodium peristeroides* Turcz. (holotype on KW001001021 and KW001001022; see Mosyakin, de Lange, 2019).

(5) If Turczaninow indicated in the protologue two or more gatherings, all corresponding specimens in KW-TURCZ are syntypes (9.6 of the ICN). The lectotype should be preferably selected from these syntypes (Art. 9.11 and 9.12 of the ICN). The possibility that one of the original gatherings present in KW-TURCZ is in fact one specimen mounted on two or more sheets should be also critically considered (see paragraph (4) above).

(6) If no original material (as defined in Art. 9.4 of the ICN) is currently present in the Turczaninow herbarium at KW (i.e. presumably lost or destroyed), a lectotype may be selected from other original material that is extant in other herbaria (usually isotypes or isosyntypes, i.e., duplicates of the types or syntypes indicated by Turczaninow in the protologue and belonging to the same gathering or gatherings). However, if the lost holotype is rediscovered, the lectotypification will have no standing because the holotype always takes precedence over a lectotype.



(7) If no original material (as defined in Art. 9.4 of the ICN) is known to be present in the Turczaninow herbarium at KW and in other herbaria (i.e., if all original material is presumably lost or destroyed), a neotype may be selected (Art. 9.8 and 9.13 of the ICN). However, a neotype serves as the nomenclatural type only as long as original material is missing. If any part of the original material is found to exist (rediscovered), a lectotype should be designated from it because a lectotype always takes precedence over a neotype [Art. 9.13 of the ICN, except as provided by Art. 9.16 and 9.19(c)].

Consequently, any lectotype of a Turczaninow's taxon name validated in *Animadversiones* (as well as in some other publications by Turczaninow) that was designated by any author not from specimens housed at KW-TURCZ but from another herbarium without considering Turczaninow specimens will have no standing if it is demonstrated that the holotype ("the one specimen... either (a) indicated by the author(s) as the nomenclatural type or (b) used by the author(s) when no type was indicated"; Art. 9.1 of the ICN) of that taxon is extant in KW. If there are two or more syntypes in KW, a lectotype should be preferably selected from those syntypes.

However, the current wording of Art. 9.12 of the ICN makes syntypes and isosyntypes in fact equal in lectotype designation: "In lectotype designation, an isotype must be chosen if such exists, or otherwise a syntype or isosyntype if such exists". Thus, formally, if an isosyntype from some herbarium (but not a syntype from KW) has been designated by some author(s) as a lectotype of Turczaninow's taxon described in *Animadversiones*, that designation should stand. In our opinion, the specimens cited in the protologue (syntypes; see Art. 9.6) should be always preferred in lectotype designation over uncited specimens (isosyntypes; see Art. 9.4, footnote).

It would be also advisable to formalize that provision in the next edition of the *Code* and to ensure that **a syntype should always take precedence over an isosyntype**. In our opinion, it can be achieved through a proposal to amend the first sentence of Art. 9.12 of the ICN as follows: "In lectotype designation, an isotype must be chosen if such exists, or otherwise a syntype if such exists, or otherwise an isosyntype if such exists" (as compared to the current wording: "In lectotype designation, an isotype must be chosen if such exists, or otherwise a syntype or isosyntype if such exists"). The relevant proposal to amend the *Code* has been prepared, and it will be formally submitted as soon as

the procedures and timetable are published in *Taxon* (expected late 2019 or early 2020).

Thus, we urge all plant taxonomists working on type designation for taxa described by Turczaninow (especially those validated in his *Animadversiones* series definitely and explicitly based on his private herbarium, now in KW) to consult first the specimens available in KW-TURCZ and/or their digital images (mainly available from JSTOR Global Plants: <https://plants.jstor.org>).

Additional explanation should be provided for specific cases of lectotypification of taxa validated by Turczaninow. If in KW-TURCZ there is just one original specimen of a particular Turczaninow's taxon originally described in the protologue with an indication of Turczaninow's herbarium, that specimen is most probably the holotype (see details above). However, both before and after 1 January 2001 **lectotypifications** of names with such specimens are not erroneous (see the South American *Geranium* case discussed below).

Consequently, for the cases considered above, all duplicates of the KW holotypes (or probable holotypes that were indicated or designated as lectotypes by typifying authors) belonging to the same gathering but housed in other herbaria are in fact isotypes (or isolectotypes, if formal lectotypifications based on KW specimens have been done).

Taking into consideration the above arguments, we provide below the nomenclatural examples (with some corrected typifications) for selected plant names validated by Turczaninow in his *Animadversiones*.

## Selected case studies

### *Brassicaceae: South American Draba*

An example of the correct type designation/indication of Turczaninow's plant names is the recent treatment of South American taxa of *Draba* Linnaeus (1753: 642) by Al-Shehbaz (2018), who in all cases accepted unique specimens from KW-TURCZ as holotypes of the names validated by Turczaninow (1855). However, if, for any particular taxon of *Draba* currently represented in KW-TURCZ by just one specimen, any additional original specimen definitely studied by Turczaninow is found in KW (which is rather improbable), lectotypification will be necessary because the holotype indication was made by Al-Shehbaz (2018) after 1 January 2001, and there is currently no option in the ICN for automatic correction of the indication of a supposed holotype to the designation of a lectotype, unless the words "designated here", "hic designatus", or an equivalent

(Art. 7.11 and Art. 9 Note 6 of the ICN) were used by the typifying author after 1 January 2001 (see McNeill, 2014).

#### **Geraniaceae: South American *Geranium***

Four currently recognized South American taxa of *Geranium* described by Turczaninow (1858b) were **lectotypified** by Aedo et al. (2003; see also Aedo, 2012) with the specimens from KW, based on images (photographs) studied. For each of these four names, only one original specimen currently exists in the Turczaninow herbarium, and thus these four specimens can be considered holotypes of the four names. These lectotype designations with the words "here designated" made by Aedo et al. (2003) instead of indications of holotypes are, however, acceptable and correct under the current *Shenzhen Code* (Turland et al., 2018), as they were also under the previous *Melbourne Code* (McNeill et al., 2012; see also McNeill, 2014) and earlier *Codes*. Digital images of these four lectotypes (or, in fact, holotypes – cf. Art. 9.1 and 9.10 of the ICN) of *Geranium* names are now available online from JSTOR Global Plants: ***Geranium lindenianum*** Turczaninow (1858b: 417; <https://plants.jstor.org/stable/10.5555/al.ap.specimen.kw001000002>); ***G. multiceps*** Turczaninow (1858b: 417; <https://plants.jstor.org/stable/10.5555/al.ap.specimen.kw001000001>); ***G. subnudicaule*** Turczaninow (1858b: 418; <https://plants.jstor.org/stable/10.5555/al.ap.specimen.kw001001017>), and ***G. velutinum*** Turczaninow (1858b: 417; <https://plants.jstor.org/stable/10.5555/al.ap.specimen.kw001001018>).

#### **Malpighiaceae: *Stenocalyx involutus***

The generic name *Stenocalyx* Turczaninow (1858b: 393) and the species name *Stenocalyx involutus* Turczaninow (1858b: 394) were validated by a single description (*descriptio generico-specifica*, Art. 38.5 of the ICN; Turland et al., 2018).

Unfortunately, the generic name proposed by Turczaninow is a latter homonym of *Stenocalyx* O.Berg (1856: 309) belonging to *Myrtaceae*, and thus the currently accepted name for the genus of *Malpighiaceae* proposed by Turczaninow as *Stenocalyx* is *Mezia* Schwacke ex Niedenzu (1890: 58); see further taxonomic and nomenclatural details in C. Anderson and W.R. Anderson (2018) and Cuatrecasas and Croat (1980).

The following provenance was cited for *Stenocalyx involutus* in the protologue: "In provincia Caraboba Venezuelae, prope St.-Estevan, alt. 1000 ped. Funck et Schlim n. 518". Judging from the handwritten

Turczaninow's catalogue of his herbarium currently held at KW (see Diachenko et al., 2015), the corresponding specimen (or specimens?) was (were) held in Folder 83. However, this whole folder is missing, and it was already missing in 1924–1925, when an inventory of the Turczaninow herbarium has been done in CWU by E.M. Lavrenko and others (Diachenko et al., 2015: 276, 278).

C. Anderson and W.R. Anderson (2018: 355) assumed that the type of *Stenocalyx involutus* is deposited in KW (which is not the case, as reported above) and provided the following type information: "Type: Venezuela, Carabobo, 'St. Estevan' [San Esteban, 10°26' N, 68°00' W], 1845–46, *Funck & Schlim* 518 (holo KW?; iso G, MPU\*)".

Thus, they indicated the presence of other original specimens in herbaria of Geneva and Montpellier, and, since the holotype from KW cited by Turczaninow is lost or destroyed, a lectotype should be selected from other extant original material (Art. 9.12 of the ICN), in that case an isotype (or isosytype). We thus designate here the specimen from MPU (barcode MPU021273) as the lectotype of *Stenocalyx involutus*.

***Mezia includens*** (Benth.) Cuatrecasas (1958: 450) ≡ *Tetrapteryx includens* Bentham (1848: 133) ≡ *Diplopteryx includens* (Benth.) Niedenzu (1928: 226).

Type: FRENCH GUIANA: 'Cayenne': Martin s.n. K – Bentham Herbarium [*vide* Anderson and Anderson (2018: 355), cited as the holotype; isotype in K – Hooker Herbarium], *non vidi*.

= *Stenocalyx involutus* Turczaninow (1858b: 394) ≡ *Diplopteryx involuta* (Turcz.) Niedenzu (1928: 226).

Type: VENEZUELA: "No. 518 | *Stenocalyx involutus* | Turczan. [identification probably added later, in another hand] | fl. jaunes | San Estevan (Caraboba) | Funcke [Funck] & Schlim | Coll. 1845–6", MPU, barcode MPU021273 (**lectotype, designated here** to replace the lost or destroyed holotype originally held at CWU; image available from <https://plants.jstor.org/stable/10.5555/al.ap.specimen.mpu021273> and <https://herbier.umontpellier.fr/zoomify/zoomify.php?fichier=MPU021273>).

#### **Malvaceae from Central America**

Dorr (2017: 25) cited the following type information for the name ***Cybiostigma sidifolium*** Turczaninow (1852: 155, as "*sidaefolium*"), the basionym of the currently accepted name ***Ayenia sidifolia*** (Turcz.) Hemsley (1979: 135): "*Cybiostigma sidifolium* Turcz., Bull. Soc. Imp. Naturalistes Moscou 25(3):155. 1852. *Ayenia*

*mexicana* Turcz., Bull. Soc. Imp. Naturalistes Moscou 36(2):569. 1863, nom. superfl. Type: Mexico. Oaxaca: savannah near the Pacific, 3000 ft, 1840 (fl), *H. Galeotti* 326 (lectotype, as "tipo" designated by Cristobal 1960: G [G00358304 as image!]; isolectotypes: BR [BR0000005423101 as image!], K [K000543778]!, K [K000543779]!, KW [KW001000156 as image!], P [P02286136 as image!]).

Thus, he accepted the type (in fact, the lectotype, image available from <https://plants.jstor.org/stable/10.5555/al.ap.specimen.g00358304>) designated by Cristóbal (1960), and formally did it correctly, even despite the fact that the unique original specimen studied and annotated by Turczaninow is present in KW (image available from <https://plants.jstor.org/stable/10.5555/al.ap.specimen.kw001000156>), because there was no explicit indication of a particular specimen or herbarium in the protologue (one of Turczaninow's *Decas...* articles, see above). However, this case is not the best typification practice: the KW specimen was evidently the best option for designation of a lectotype because it bears the annotation by Turczaninow, belonged to his personal herbarium, and was definitely studied by him.

Fryxell (1979: 253) proposed a new combination *Malvaviscus achanioides* (Turcz.) Fryxell based on *Abelmoschus achanioides* Turczaninow (1858a: 196) and cited the type as deposited in Geneva: "*Linden 838* [938] (G as photo NY)". Indeed, the G herbarium has two supposedly original specimens (one mounted on two sheets) of probably the same gathering, but with the collection number reported as *Linden 9381*, and/or 938 on an envelope on one sheet (images available from <https://plants.jstor.org/stable/10.5555/al.ap.specimen.g00353129> and <https://plants.jstor.org/stable/10.5555/al.ap.specimen.g00353130>). However, the holotype (Fig. 1) was recently found by the first author (Sergei Mosyakin) in the general unmounted part of the Turczaninow collection in KW; it is well preserved and rather complete (a branch with four leaves, one flower, and buds). That specimen has not been added earlier to the collection of mounted types, most probably because Turczaninow's original identification "*Abelmoschus achanioides* Turcz." was written directly on the folder but not on a label. Such identifications on the folder only were sometimes practiced by Turczaninow, especially during later years of his life. The collection number on the original label is clearly given as *Linden 838*, exactly as in the protologue. It is thus definitely the one specimen cited in the protologue. The proper type designation is provided below.

*Malvaviscus achanioides* (Turcz.) Fryxell (1979: 253) ≡ *Abelmoschus achanioides* Turczaninow (1858a: 196) ≡ *Hibiscus achanioides* (Turcz.) Hemsley (1879: 121). Type: MEXICO: "*Hibiscus* | [shrub sign] fl. rouge | forêt de Teapa | Mexique, Etat de Tabasco | Hauteur 2000 p [feet] | 1839 *Linden 838*", KW, barcode KW001003068 (**holotype**), Fig. 1.

Several other holotypes and syntypes of Turczaninow's *Malvaceae* that were previously considered lost (e.g., see the list in Fryxell, Krapovickas, 1990) have been recently re-discovered by Sergei Mosyakin and Ganna Boiko among unmounted specimens in the Turczaninow Herbarium (KW-TURCZ), including the holotypes of *Malva mathewsii* Turczaninow (1863: 563), *M. scorpioides* Turczaninow (1863: 562), and *Sphaeralcea galeottii* Turczaninow (1858a: 186). These and some other type specimens of *Malvaceae* newly found in the Turczaninow Herbarium will be considered in a special article.

#### ***Polygalaceae: southern African Polygala***

In their checklist of southern African taxa of *Polygala* Linnaeus (1753: 701), Figueiredo et al. (2013) correctly indicated the types (holotypes) of Turczaninow's taxa as deposited in KW and corrected the earlier type (lectotype) designation made by Paiva (1998) for the name *P. ciliatifolia* Turczaninow (1855: 347) [considered a synonym of *P. umbellata* L.: Linnaeus (1771: 259)] to the holotype in KW (KW001000268, image available from <https://plants.jstor.org/stable/10.5555/al.ap.specimen.kw001000268>): "Although Paiva designated the M specimen as lectotype (Paiva 1998: 271), it is considered that all types of Turczaninow are at Kiew (KW), Ukraine" (Figueiredo et al. 2013: 5). As we discussed above, not all types of Turczaninow are in Kyiv, but those of almost all taxa described in *Animadversiones* (including *P. ciliatifolia*) are certainly at KW.

#### ***Hypericaceae: South American Hypericum***

In his taxonomic treatment of *Hypericum* L. (Linnaeus, 1753: 783) sect. *Brathys* (L. fil.) Choisy (1821: 58) [= *Brathys* L.f. (Linnaeus fil., 1782: pl. 43, 268)], Robson (1987) in all cases indicated the types of the names validated by Turczaninow as deposited in LE (as four holotypes and one lectotype). In fact, all these taxa were published in *Animadversiones* (Turczaninow, 1858b) and their types (holotypes, or syntypes if two or more specimens or gatherings were indicated in the protologue) are in KW-TURCZ. Images of most of these KW specimens of *Hypericum* are available online from



Figure. Holotype of *Abelmoschus achanoides* Turcz. (KW001003068), now accepted as *Malvaviscus achanoides* (Turcz.) Fryxell.

JSTOR Global Plants, with some exceptions of a few supposedly missing specimens. We were able to locate recently these previously unaccounted specimens in the unmounted part of the Turczaninow collection, and the herbarium citations with corrected typifications will be published in a separate nomenclatural note (Mosyakin et al., in preparation).

### Concluding remarks

Many additional examples of correct and incorrect indications or designations of types of plant names validated by Turczaninow in his *Animadversiones* and in some other publications can be provided. Some specific cases will be discussed in more detail in forthcoming articles. In any case, a critical analysis of the protologue, available original material, and associated information is crucial for correct type designation/indication for Turczaninow's names, as well as names published by any other author. It is much easier now than it used to be before, mainly because of the growing online availability of digitized protologues and herbarium specimens.

### Acknowledgements

We are grateful to Rafaël H.A. Govaerts and Nicholas Black (Royal Botanic Gardens, Kew, U.K.) for providing datasets of Turczaninow's plant names from the *Plants of the World Online* database, to Carlos Aedo (Real Jardín Botánico, Madrid, Spain) and Ihsan A. Al-Shehbaz (Missouri Botanical Garden, St. Louis, MO, U.S.A.) for providing copies of their important publications, to Peter J. de Lange (Unitec Institute of Technology, Auckland, New Zealand) for discussing the cases of taxa of *Geraniaceae* described by Turczaninow from New Zealand and Australia, to Leonardo Biral (Universidade Tecnológica Federal do Paraná, Santa Helena, Paraná, Brazil) for discussing some Turczaninow's names in *Celastraceae* from South America; and to Natalia M. Shiyan (Head Curator, KW), Alisa V. Shumilova, Iryna I. Diachenko (Curatorial Assistants, KW), and Svitlana I. Antonenko (KW, M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, Ukraine) for facilitating our herbarium research at KW. The generous support of The Andrew W. Mellon Foundation provided in 2007–2016 for digitization of type specimens at KW is greatly appreciated.

### REFERENCES

- Aedo C. 2012. Revision of *Geranium* (*Geraniaceae*) in the New World. *Systematic Botany Monographs*, 95: 1–550.
- Aedo C., Aldasoro J.J., Sáez L., Navarro C. 2003. Taxonomic revision of *Geranium* sect. *Gracilia* (*Geraniaceae*). *Brittonia*, 55: 93–126.
- Al-Shehbaz I.A. 2018. A monograph of the South American species of *Draba* (*Brassicaceae*). *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 103(4): 463–590. <https://doi.org/10.3417/2018184>
- Anderson C., Anderson W.R. 2018. Revision of *Mezisa* (*Malpighiaceae*). *Edinburgh Journal of Botany*, 75(3): 321–376. <https://doi.org/10.1017/S096042861800015X>
- Bentham G. 1848. Contributions to the Flora of Guiana. Enumeration of plants collected in British, Dutch, and French Guiana, by Sir Robert and Richard Schomburgk, Dr. Hostmann, M. Leprieur, and others [Part 1]. *London Journal of Botany*, 7: 116–137.
- Berg O. 1856. Revisio myrtacearum americae. *Linnaea*, 27: 1–472.
- Biral L., Mosyakin S.L., Lombardi J.A. 2019. Proposal to conserve the name *Tontelea attenuata* (*Celastraceae*) against *Maytenus amygdalina*. *Taxon*, 68(4) (in press).
- Choisy J.D. 1821. *Prodromus d'une monographie de la famille des hypericinées*. Genève: J.J. Paschoud; Paris: Mème maison de Commerce, ii + 70 pp. + IX tab.
- Cristóbal C.L. 1960. Revisión del género *Ayenia* (*Sterculiaceae*). *Opera Lilloana*, 4: 1–230.
- Cuatrecasas J. 1958. Prima Flora Colombiana: 2. *Malpighiaceae*. *Webbia*, 13(2): 343–664. <https://doi.org/10.1080/0837792.1958.10669680>
- Cuatrecasas J., Croat T.B. 1980. *Malpighiaceae* [in Woodson R.E., Schery R.W. & collaborators (Eds.) *Flora of Panama*, Part VI]. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 67: 851–945.
- Diachenko I.I., Shumilova A.V., Shiyan N.M. 2015. The Catalogue of the herbarium collection of M.S. Turczaninow as a unique scientific and historical manuscript. In: *Contribution of amateur naturalists into biological diversity studies. International Scientific Conference devoted to the 200<sup>th</sup> anniversary of Lajos Vágner's birthday*. Beregovo; Uzhgorod: Ferenc Rákóczi II Transcarpathian Hungarian Institute, pp. 274–279. [Дяченко І.І., Шумілова А.В., Шиян Н.М. 2015. Каталог гербарної колекції М.С. Турчанінова – унікальна рукописна науково-історична пам'ятка. В зб.: *Внесок натуралістів-аматорів у вивчення біологічного різноманіття. Матеріали міжнародної наукової конференції, присвяченої 200-річчю від дня народження Людвіга Вагнера (14–16 травня 2015 року, Берегово, Україна)*. Берегово; Ужгород: Закарпатський угорський інститут ім. Ф. Ракоці ІІ, с. 274–279].
- Dorr L.J. 2017. Two innovations in Mexican *Malvaceae*. *Journal of the Botanical Research Institute of Texas*, 11(1): 25–28.
- Figueiredo E., Smith G.F., Pavia J. 2013. A checklist of *Polygala* (*Polygalaceae*) in the Flora of Southern Africa region with notes on types. *Phytotaxa*, 155(1): 1–22. <http://dx.doi.org/10.11646/phytotaxa.155.1.1>

- Fryxell P.A. 1979. Taxonomic notes on Chiapas *Malvaceae*. *Systematic Botany*, 4(3): 253–256.
- Fryxell P.A., Krapovickas A. 1990. The *Malvaceae* published by Turczaninow. *Contributions from the University of Michigan Herbarium*, 17: 173–182.
- Hemsley W.B. 1879. *Malvaceae, Sterculiaceae*. In: Hemsley W.B. *Biologia Centrali-Americana; or, contributions to the knowledge of the fauna and flora of Mexico and Central America* edited by F. Ducane Godman and Osbert Salvin. *Botany*, vol. 1(2). London: R.H. Porter & Dulau & Co., pp. 98–136.
- Kamelin R.V., Sytin A.K. 1997. Nikolai Stepanovich Turchaninow (on the occasion of his bicentenary). *Botanicheskiy Zhurnal*, 82(9): 123–137. [Камелин Р.В., Сытин А.К. 1997. Николай Степанович Турчанинов (к 200-летию со дня рождения). *Ботанический журнал*, 82(9): 123–137].
- Linnaeus C. 1753. *Species Plantarum*, vols. 1–2. Holmiae [Stockholm]: Laurentius Salvius, 1200 pp.
- Linnaeus C. 1771. *Mantissa Plantarum* [vol. 2] *Altera, Generum editionis VI & Specierum editionis II*. Holmiae [Stockholm]: Impensis Direct. Laurentii Salvii, pp. 143–588.
- Linnaeus C. fil. 1782 (dated "1781"). *Supplementum Plantarum Systematis Vegetabilium editionis decimae tertiae, Generum Plantarum editionis sextae, et Specierum Plantarum editionis secundae*. Brunsvigae [Braunschweig]: Impensis Orphanotrophi, [14 pp. *Praefatio*] + 468 pp.
- Lipschitz S.Yu., Vasilchenko I.T. 1968. *Central herbarium of the USSR*. Leningrad: Nauka, 141 pp. [Липшиц С.Ю., Васильченко И.Т. 1968. *Центральный гербарий СССР*. Ленинград: Наука, 141 с.].
- Marchant N.G. 1990. The contribution of the Russian botanist Turczaninow to Australian plant taxonomy. In: Short P.S. (Ed.). *History of Systematic Botany in Australasia. Proceedings of a symposium held at the University of Melbourne 25–27 May 1988*. Canberra: ASBS, pp. 121–130.
- McNeill J. 2014. Holotype specimens and type citations: general issues. *Taxon*, 63(5): 1112–1113.
- McNeill J., Barrie F.R., Buck W.R., Demoulin V., Greuter W., Hawksworth D.L., Herendeen P.S., Knapp S., Marhold K., Prado J., Prud'homme van Reine W.F., Smith G.F., Wiersema J.H., Turland N.J. (Eds.). 2012. International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Melbourne Code): Adopted by the Eighteenth International Botanical Congress, Melbourne, Australia, July 2011. Königstein: Koeltz Scientific Books. *Regnum Vegetabile*, 154: 1–274.
- Miers J. 1872. On the *Hippocrateaceae* of South America. *Transactions of the Linnean Society of London*, 28: 319–432.
- Mosyakin S.L., de Lange P.J. 2019. Notes on typification and nomenclature of four taxa of *Geraniaceae* described by Turczaninow from New Zealand and Australia. *Phytotaxa*, 419(2): 169–181. <http://dx.doi.org/10.11646/phytotaxa.419.2.3>
- Mosyakin S.L., Esser H.-J., Freitag H. 2018. The holotype of *Chenopodium baryosmon* (*Chenopodiaceae*) rediscovered: just one of many type specimens from the private herbarium of Schultes, now in the Turczaninow herbarium at KW. *Phytotaxa*, 334(1): 49–54. <http://dx.doi.org/10.11646/phytotaxa.334.1.7>
- Myakushko T.Ya. 1976. The scientific heritage of M.S. Turchaninov. *Ukrainian Botanical Journal (Ukrayins'kyi Botanichnyi Zhurnal)*, 33(6): 647–651. [М'якушко Т.Я. 1976. Наукова спадщина М.С. Турчанинова. *Український ботанічний журнал*, 33(6): 647–651].
- Myakushko T.Ya., Glagoleva N.G., Mel'nyk S.K. 1979. M.S. Turchaninov's herbarium collection of type specimens of new species. *Ukrainian Botanical Journal (Ukrayins'kyi Botanichnyi Zhurnal)*, 36(1): 85–90. [М'якушко Т.Я., Глаголева Н.Г., Мельник С.К. 1979. Гербарна колекція типових зразків нових видів М.С. Турчанинова. *Український ботанічний журнал*, 36(1): 85–90].
- Myakushko T.Ya., Sirenko I.P., Glagoleva N.G., Mel'nyk S.K. 1981. Information and search system of the herbarium collection of type specimens of M.S. Turchaninov's new taxa *Ukrainian Botanical Journal (Ukrayins'kyi Botanichnyi Zhurnal)*, 38(4): 71–73. [М'якушко Т.Я., Сіренко І.П., Глаголева Н.Г., Мельник С.К. Інформаційно-пошукова система гербарної колекції типових зразків новоописів М.С. Турчанинова. *Український ботанічний журнал*, 38(4): 71–73].
- Niedenzu F. 1890. *Malpighiaceae*. In: Engler A., Prantl K. (Eds.). *Die natürlichen Pflanzenfamilien*, Teil III, Abt. 4. Leipzig: W. Engelmann, pp. 41–74.
- Niedenzu F. 1928. *Malpighiaceae* [Pars 1]. In: Engler A. (Ed.). *Das Pflanzenreich*, IV, 141, Heft 91. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, pp. 1–246.
- Paiva J.A.R. 1998. *Polygalarum africanarum et madagascariensium prodromus atque gerontogaei generis Heterosamara* Kuntze, a genere *Polygala* L. segregati et a nobis denuo recepti, synopsis monographica. *Fontqueria*, 50: i–vi + 1–346.
- Robson N.K.B. 1987. Studies in the genus *Hypericum* L. (*Guttiferae*) 7. Section 29. *Brathys* (part 1). *Bulletin of the British Museum (Natural History). Botany*, 16: 1–106.
- Seregina A.P. 2010. Collection of Hugh Cuming in the Moscow University Herbarium (MW). *Komarovia*, 7(1–2): 69–88.
- Shiyan N.M. (Ed.). 2011. *Herbaria of Ukraine. Index Herbariorum Ucrainicum*, Kyiv: Alterpress, 442 pp. [Шиян Н.М. (ред.-укл.). 2011. *Гербарії України. Index Herbariorum Ucrainicum*. Київ: Альтпрес, 442 с.].
- Stafleu F.A. 1969. Turczaninow's *Flora Baicalensi-Dahurica*. *Taxon*, 8(5): 563–565. Available at: <https://www.jstor.org/stable/1218386>
- Stafleu F.A., Cowan R.S. 1986. *Taxonomic literature: A selective guide to botanical publications and collections with dates, commentaries and types, vol. 6: Sti–Vuy*. 2<sup>nd</sup> ed. Utrecht/Antwerpen: Bohn, Scheltema & Holkema & The Hague/Boston: dr. W. Junk b.v., Publishers, 926 pp.
- Thiers B. 2008–onward. *Index Herbariorum*. A global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. Available at: <http://sweetgum.nybg.org/science/ih> (Accessed 16 May 2019).

- Turczaninow N.S. 1843. Decas generum plantarum hucusque non descriptorum. *Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou*, 16 (No. 1): 51–62.
- Turczaninow N.S. 1847. Decas tertia generum adhuc non descriptorum, adjectis descriptionibus nonnularum specierum Myrtacearum xerocarpicarum atque Umbelliferarum imperfectarum. *Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou*, 20 (Part 1, No. 1): 148–174.
- Turczaninow N.S. 1852. Decas septima generum adhuc non descriptorum, adjectis descriptionibus nonnularum specierum. *Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou*, 25 (Part 2, No. 3): 138–181.
- Turczaninow N.S. 1855 (volume of "1854"). Animadversiones ad primam partem herbarii Turczaninowiani, nunc Universitatis Caesareae Charkowiensis [*Animadversiones Part 1*]. *Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou*, 27 (Part 2, No. 4): 271–372.
- Turczaninow N.S. 1858a. Animadversiones in secundam partem herbarii Turczaninowiani, nunc Universitatis Caesareae Charkowiensis [*Animadversiones Part 2/1*]. *Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou*, 31 (Part 1, No. 1): 185–250.
- Turczaninow N.S. 1858b. Animadversiones in secundam partem herbarii Turczaninowiani, nunc Universitatis Caesareae Charkowiensis [*Animadversiones Part 2/2*]. *Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou*, 31 (Part 1, No. 2): 379–476.
- Turczaninow N.S. 1859. Animadversiones in secundam partem catalogi plantarum herbarii Universitatis Charkowiensis [*Animadversiones Part 2/3*]. *Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou*, 32 (Part 1, No. 1): 258–277.
- Turczaninow [as "Turczaninoff"] N.S. 1863. Animadversiones ad catalogum primum et secundum herbarii Universitatis Charkowiensis [Addenda to *Animadversiones Parts 1 and 2*]. *Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou*, 36 (Part 1, No. 2): 545–615.
- Turland N.J., Wiersema J.H., Barrie F.R., Greuter W., Hawksworth D.L., Herendeen P.S., Knapp S., Kusber W.-H., Li D.-Z., Marhold K., May T.W., McNeill J., Monro A.M., Prado J., Price M.J., Smith G.F. (Eds.). 2018. *International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code) adopted by the Nineteenth International Botanical Congress Shenzhen, China, July 2017*. Glashütten: Koeltz Botanical Books. *Regnum Vegetabile*, 159: xxxviii + 254 pp. <https://doi.org/10.12705/Code.2018>

Recommended for publication by Ya.P. Didukh

# Intraspecific molecular trees are associated with serial macroevolution in *Pottiaceae* (*Bryophyta*)

Richard H. ZANDER

Missouri Botanical Garden  
4344 Shaw Blvd., St. Louis, Missouri 63110  
[richard.zander@mobot.org](mailto:richard.zander@mobot.org)

Zander R.H. 2019. **Intraspecific molecular trees are associated with serial macroevolution in *Pottiaceae* (*Bryophyta*)**. *Ukrainian Botanical Journal*, 76(5): 390–405.

**Abstract.** The analytic orientation of this paper is intended as a replacement for the antiquated but still prevalent phylogenetic inferential models and techniques of the late 20<sup>th</sup> century that are focused entirely on shared descent. Serial descent, that is, progenitor to descendant, may occur at the species or infraspecies level. In molecular systematics, species level paraphyly occurs when two examples of the same species are separated on a cladogram by a second species. This implies linear macroevolution of the second species from the first. Molecular cladograms often show cladistic structure (branching) among examples of the same species. If well-supported, such indicates a potential for evolution. A range of intraspecific and intraspecific cladistic structure in species of *Pottiaceae* (*Bryophyta*) was demonstrated in previously published molecular cladograms and data sets of other authors. This includes well-supported cladistic structure of molecular strains, and well-supported paraphyly involving other species. Large numbers of base pair changes among strains are considered here evidence of evolvability and increasing age of a species. Intraspecific strains are apparently lost in older species through speciation and extinction. Cluster analysis using DNA metadata of *Oxystegus* species matched published molecular cladograms to a large extent. The fact that apparent molecular strains are present in both non-paraphyletic and paraphyletic species, about half the species studied, shore up the theory that internal racial differentiation at the molecular level leads to or signals serial descent of multiple extant morphotaxa. It is because much intraspecific molecular cladistic structure exists that newly speciated taxa are already strongly cladistically dichotomized. Thus, the ultimate source of molecular paraphyly is internal to each species, and does not imply polyphyly by convergent species or cryptic taxa. Molecular systematics cannot effectively model progenitor-descendant radiation. Species with many strains are potential sources of future biological diversity. Recognition of differential evolvability may allow facilitation of complex, interactive, diverse ecosystems successfully tracking climate change.

**Keywords:** age, Bayesian posterior probabilities, cladogram, linear descent, macroevolution, metadata, paraphyly, presorted molecular strains, races

*Submitted 29 July 2019. Published 31 October 2019*

Зандер Р.Г. 2019. **Внутрішньовидові молекулярні дерева пов'язані з послідовною макроеволюцією у родині *Pottiaceae* (*Bryophyta*)**. *Український ботанічний журнал*, 76(5): 390–405.

Міссурійський ботанічний сад,  
Сент-Луїс, Міссурі 63166-029 США

**Реферат.** Аналітична спрямованість цієї статті полягає у прагненні замінити застарілі, але все ще поширені філогенетичні моделі та методи кінця 20-го століття, які повністю базуються на концепції спільного походження. Послідовне походження, тобто від попередніх предків до нащадків, може відбуватися на рівні видів або внутрішньовидових таксонів. У молекулярній систематиці парафілія на видовому рівні має місце тоді, коли два представники одного виду розділені на кладограмі іншим видом. Це означає послідовну (лінійну) макроеволюцію другого виду від першого. Молекулярні кладограми часто демонструють кладицичну структуру (галуження філогенетичних ліній) серед зразків одного виду. За умов високої підтримки, це вказує на еволюційний потенціал. Спектр міжвидової та внутрішньовидової кладицичної структури у видів родини *Pottiaceae* (*Bryophyta*) був продемонстрований у раніше опублікованих молекулярних кладограмах та даних інших авторів. Це включає добре підтримувану кладицичну структуру молекулярних ліній та добре підтримувану парафілію щодо інших видів. Значна кількість змін нуклеотидних пар серед ліній одного виду у такому випадку вважається тут свідченням еволюційної спроможності та збільшення часу існування виду. Внутрішньовидові філогенетичні лінії у старших за віком видів, очевидно, втрачаються через видоутворення та вимирання. Кластерний аналіз із використанням метаданих ДНК видів *Oxystegus* значною мірою збігається з опублікованими молекулярними кладограмами. Той факт, що очевидні молекулярні лінії наявні як у непарафілетичних, так і у парафілетичних видів (загалом приблизно у половині з досліджених видів), підтверджує гіпотезу про те, що внутрішня расова диференціація на молекулярному рівні призводить до послідовного походження багатьох нині існуючих морфотаксонів, або ж свідчить про цей процес. Новоутворені таксони вже є сильно кладицично дихотомізованими саме тому, що у межах предкових видів існує значна внутрішньовидова молекулярна кладицична структура. Таким чином, основне джерело молекулярної парафілії є внутрішнім феноменом для кожного виду, а тому воно не обов'язково свідчить про поліфілію завдяки ймовірному існуванню конвергентних видів чи криптичних таксонів. Молекулярна систематика не може ефективно моделювати диверсифікацію у системі "предок-нащадок". Види з багатьма філогенетичними лініями є потенційним джерелом майбутнього біологічного різноманіття. Визнання диференційованої еволюційної спроможності може сприяти утворенню та розвитку складних, інтерактивних, різноманітних екосистем, які успішно реагують на зміни клімату.

**Ключові слова:** байєсова апостеріорна ймовірність, вік, диференційовані молекулярні лінії, кладограма, макроеволюція, метадані, парафілія, послідовне походження, раси



## Introduction

In the past few years, genera of the moss family *Pottiaceae* have been analyzed with macroevolutionary methodology (Zander, 2013, 2019a) to infer serial evolution (Jenner, 2018) of stem taxa on a branching tree or caulogram. These include *Anoetangium* (Zander, 2017a, 2019a), *Didymodon* (Zander, 2014a,b,c, 2016), *Exobryum* (Zander, 2019b), *Leptodontium* s.lat. (Zander, 2018), and *Oxystegus* (Zander, 2017b).

The analysis of these taxa was essentially morphological with the explanation that molecular paraphyly, both extinct and extant, confounded evaluation of evolution by expressed traits. The value of molecular phylogenetics in tracking actual speciation was limited to molecular paraphyly that implied progenitor-descendant serial evolution (Brummit, 2002, 2008; Dayrat, 2003; Hörandl 2010), and sufficient distance on a cladogram such that non-monophyly was probable, i.e. molecular paraphyly probably did not overlap between species. Was this justified? The concept of a *dissilient genus* (radiating descendants from a progenitor) presupposes multiple generation of daughter species. What evidence for the practicing taxonomist is there supporting multiple radiation of descendants? That is, aside from direct study of population genetics. Examples of identification of paraphyletic taxa as ancestral are given by Futuyma (1998: 456, 470), who cited Moritz et al. (1992), where coastal and Sierran Californian subspecies of the salamander *Ensatina eschscholtzii* appear to have been derived from subsp. *oregonensis*. Rieseberg and Brouillet (1994) discuss mechanisms for evolution of monophyletic daughter taxa from paraphyletic parental taxa through geographically local models of speciation.

The macroevolutionary analysis of *Didymodon* species by Aubert (2017) derives a caulogram using a computerized methodology involving replacing nodes on a morphological cladogram of maximum parsimony with extant ancestors in the data set, with estimates of character reliability using a consistency index. Aubert asserted that his parsimony method is more explicit (more algorithmically constrained) than that of Zander, whose method relies on expert familiarity with trait stability. The lability of traits used by Aubert, however, was evaluated with the number of trait transformations in a cladogram by consistency index and successive weighting, and his analysis is founded on a cladistic tree involving the splitting of sets of traits, not a process in nature. Quite positively, however, his results for

*Didymodon* were much like those of Zander (2013, 2014a,b,c). The number of appearances of a trait among related species (not nodes, but species), in my opinion, is certainly of importance in determining the degree of serial nesting of species, and Aubert's contribution is of considerable interest. Aubert's method ignores, on the other hand, the identification of closed causal groups (Zander, 2018: 36) that eliminate much irrelevant data from consideration.

The present paper evaluates data from previously published molecular cladograms, and also comparison of actual sequences from two or more exemplars of the same species in an attempt to investigate the connection of infraspecific cladistic structure with paraphyly in a systematics context. If cladistic structure (meaning a branching clade) equivalent to paraphyly (Funk, Omland, 2003) can be shown to be exhibited between molecular strains of the same species, at times including different species among the strains and even different genera, then the mechanism of molecular strains of the same species giving rise to different species or even different genera as suggested by Darwin (Haskell, Adhikari, 2009) is supported as an evolutionary process. Increasing numbers of tracking traits should parallel increasing numbers of neutral mutations with potential for future adaptive evolution (Lee, Marx, 2019). This also supports the idea that molecular paraphyly implies ancestor-descendant serial generation of species, and advances the concept of the *dissilient* (radiative) genus (Zander, 2013: 92, 2018: 170) as an empirically supported scientific reality.

There are, of course, alternative processes that affect intraspecific differentiation, such as lateral gene transfer, reticulate evolution, and hybridization (Gophna, 2013; Ignatov et al., 2019; Morrison, 2014; Thompson, 2013: 323), and future study may well involve network analysis (Morrison, 2010). This is, however, a first look at what evidence we have in support of molecular strains as critical for serial interpretations of evolution in *Pottiaceae*.

The process is serial macroevolution, in phylogenetics ascribed to a short-term incomplete differentiation of two new species from an unknown shared ancestor (lineage sorting). Phylogenetic interpretation is here criticized as based on shared descent alone with the methodological necessity of disappearance of a shared ancestor. Extant or extinct or unsampled molecular paraphyly, however, explains much incongruence between morphological and molecular cladograms or other diagrams of evolutionary relationships. This

paper attempts to demonstrate a range of paraphyly from simple or well-supported infraspecific cladistic structure through species level paraphyly and short-range molecular apparent polyphyly using metadata from other authors' previously published molecular studies of taxa in the moss family *Pottiaceae* (*Bryophyta*). Short-range apparent polyphyly is simply paraphyly encompassing two or more apophyletic (descendant) species in a cladogram. Strains of taxa as tracked by molecular mutations are here considered the fundamental ground of biodiversity (Haskell, Adhikari, 2009).

In macroevolutionary systematic analysis (Zander, 2013, 2014a,b,c, 2016, 2019a,b), information from morphological analyses is preferred over that of molecular data. This is because variation in molecular data from different samples of the same taxon is common, while there is no species concept entirely native to molecular data beyond cladistic clustering of similar sequences. The species concept used in the present study is that of the standard taxonomic morphospecies. Because geographic distribution and substrate preference are also at least indirectly relevant, a morphospecies is perhaps better termed a "phenospecies" alluding to the use of all expressed traits.

In addition, Bayesian support for morphologically based serial evolution can be very strong (Zander, 2016, 2018: 31, 174). If molecular variation is more than just simple heterozygosity, it may reflect somewhat isolated molecular strains that propagate through serial descent. Evidence for this is cladistic structure at the infraspecific level. If demonstrably well-supported as distinct, and geographically or otherwise well-isolated, then the populations may be termed strongly supported. Most papers on molecular variation, that which is not particularly correlated with clear species differences in expressed traits, have to do with gene differences within a species, or with molecularly based cryptic species (Shaw, 2000, 2001; Shaw et al., 2003).

Molecular cladograms of the authors of papers having to do with the *Pottiaceae* have in the past been examined (Zander, 2008a,b; 2009, 2010, 2013; 2014a,b,c) for two kinds of evolutionary information helpful in devising an evolution-based classification. (1) *Heterophyly*, meaning paraphyly or short-range apparent molecular polyphyly, which is taken to imply serial macroevolution, that is, one taxon giving rise to another of equal or higher rank. (2) *Patristic distance*, in which two exemplars, species or genera are sufficiently distant on a molecular cladogram that paraphyly through extinct or unsampled

molecular strains is doubtful, and therefore contrary morphological conclusions must be re-evaluated. Properly, this should be "distance with an excuse," such as extreme reduction that masks morphological traits tracking linear relationships.

#### ***Past evidence from inspection of published cladograms.***

Evidence of molecular strains often includes incongruence of morphological and molecular cladograms, sometimes difficult to assess because of phylogenetically imposed taxonomic splitting and lumping by previous researchers. Absence of molecular strains should be characteristic of recently evolved species or of ancient species with much extinction of strains and biotypes. Moderately old species are more likely to have geographic strains because isolation and drift should be able to establish unique sets of DNA sequences in the separate populations.

The possibility of informative heterophyly (two or more molecular strains somewhat distant on a cladogram with branches of other taxa between) that is now extinct may be judged by (1) the frequency of paraphyly among extant species (as viewed by inspection of cladograms), and (2) the degree of sequence variation in taxa that are molecularly monophyletic (by comparing actual sequences). For instance, several exemplars of one species can all end terminally in a group in a cladogram but may have multiple variants among the DNA tracking traits sampled. Variation is determined on a cladogram by dichotomous branching (i.e., not a multifurcation) among three or more of the exemplars of the species, which implies shared traits, or by looking for differing sequences.

A range of possible effects of variation in molecular sequences in a phylogenetic tree is given in Figure 1. These cladograms are contrived, and are of two, three or four samples, being part of an imaginary larger cladogram of other species not shown. Examples A through F are of specimens of the imaginary species *Aus bus* (see Clark et al., 2009). Examples G and H add one or two species of other taxa. Examples C through F imply infraspecific paraphyly, the beginning of a monophyletic series. Because well-supported, examples E and F suggest a series of one strain microevolutionarily descending from another. Examples G and H imply intraspecies paraphyly as a macroevolutionary series.

In detail, example A shows clustering of two samples of *Aus bus*, with no indication of molecular variation. Example B is a multifurcation implying the three samples of *Aus bus* have identical sequences, which is

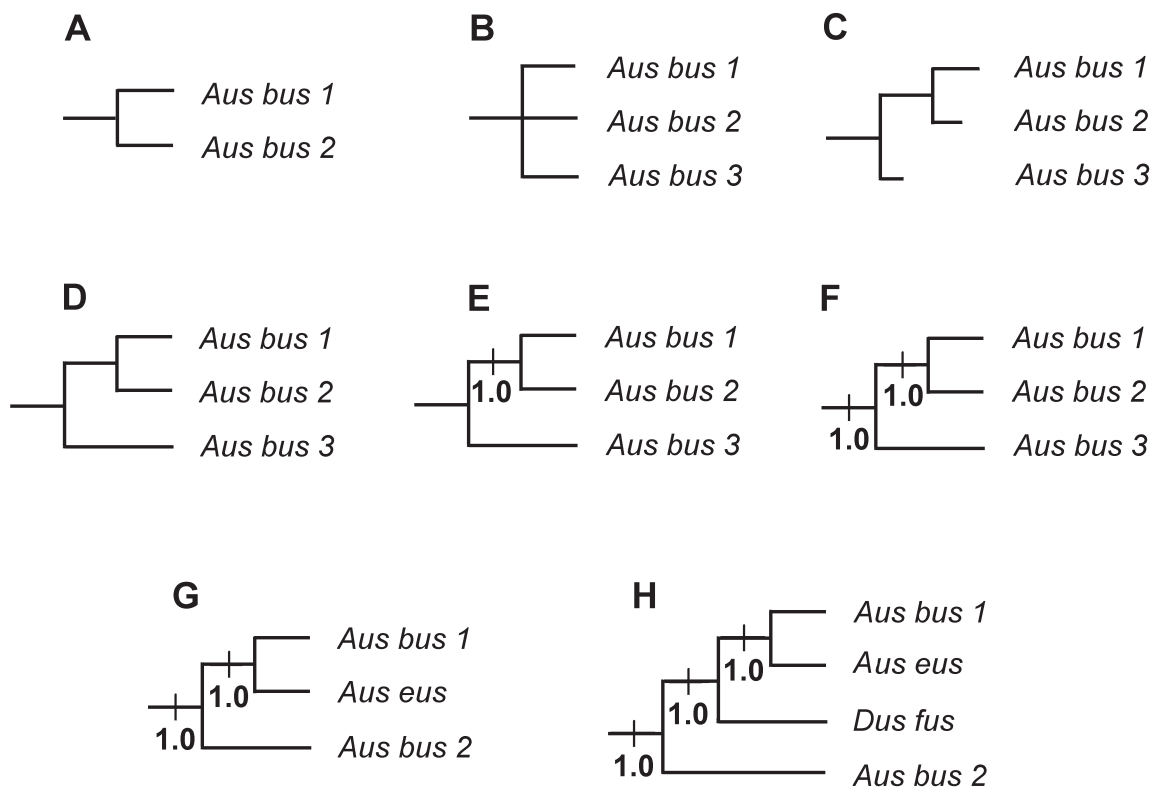


Figure 1. Evolutionary processes inferred from inspection of molecular cladograms. A, B: Samples of the same species with identical or unshared if different sequence data. C, D: Cladogram structure with indication of molecular variation between the samples (C is a phylogram). E, F: Strong support for molecular strains or races possibly tracking intraspecific evolution of expressed traits. G, H: Heterophyly (paraphyly and short-distance apparent molecular polyphyly) implying linear macroevolutionary transformation at the species and genus levels. See text for details

in fact rare. Example C is a *phylogram* with different terminal branch lengths reporting variation in the molecular sequences. Example D is a cladogram that implies that sample 1 and 2 are more similar to each other than to sample 3. This may occur simply with one base change, which would leave the other two identical and only apparently possessing a synapomorphy. The structure of Example E, however, does demonstrate well-supported (1.00 BPP) molecular variation in species *Aus bus*, where BPP is Bayesian posterior probability. Example E has Bayesian posterior probability support of statistical certainty (unity). This means that samples 1 and 2 share sufficient shared traits that these are not probabilistically due to random variation, but imply shared intraspecific ancestry. These may be at least tentatively termed two races, particularly if there seems to be a geographic difference between strains. This indicates that mutations are tracking microevolution.

Example F shows that strain 3 is part of the variation of *Aus bus* and not to be confounded with another sample elsewhere in the cladogram but not shown. Example G shows molecular paraphyly of *Aus bus*, suggesting that it is the direct ancestor of the species *Aus eus*. Example H shows short-distance apparent molecular polyphyly. In this case, both *Aus eus* and a species of a different genus, *Dus fus*, need to be examined to see if a hypothesis of linear macroevolutionary transformation may be applied at both the species and genus levels by examining information not in the molecular data set.

If the data reflect the kinds of evolutionary processes detailed in Figure 1, then it may be concluded that there is intraspecific paraphyly or microevolution that is part of the process of serial macroevolutionary generation of a species from an ancestral species extant today. Also, it is then possible that such intraspecific paraphyly, if extinct or unsampled, can contribute to incongruence between

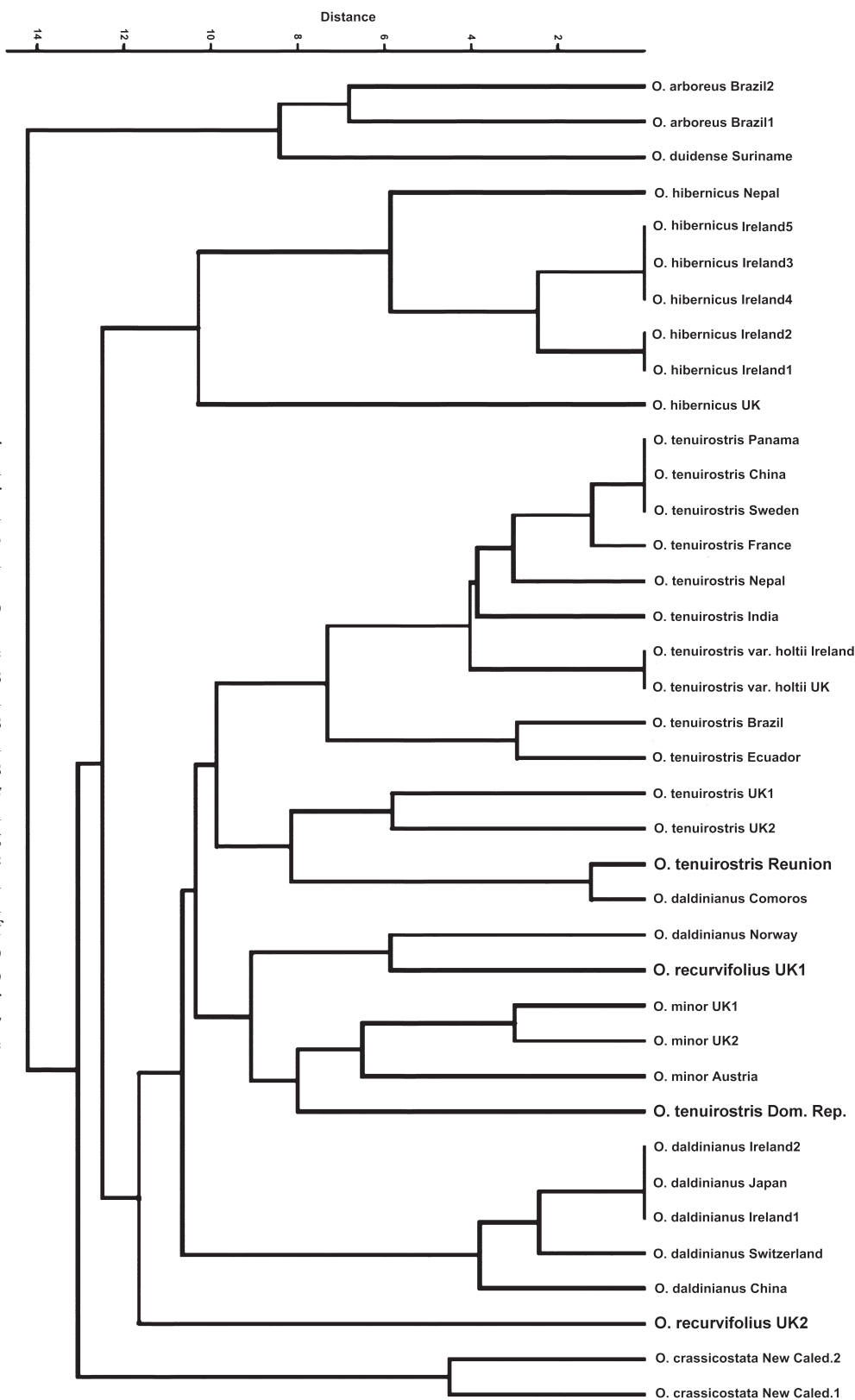


Figure 2. UPGMA cluster analysis with Euclidean similarity index for *Oxystegus* species and strains. Aligned nrITS sequence data from Alonzo et al. (2016) were imported into PAST (Hammer, 2018). Intraspecific strains have numbers of site changes gradually ranging from zero to equal to numbers of differences between species. The species *Oxystegus recurvifolius* and *O. tenuirostris* (in boldface) overlap in being analogically paraphyletic to *O. daldinianus* and *O. minor* in this evaluation of overall similarity of sequences. The former two species may be inferred to be ancestral to the latter two, with *O. recurvifolius* being most ancestral in the lineage

molecular and morphological cladograms. If paraphyly is commonly extinct or unsampled, then imposition of strict phylogenetic monophyly is inappropriate as a basis for classification.

Evidence of possible molecular strains was given inadvertently by Grundmann et al. (2006) in a molecular study of taxa related to *Pleurochaete* (*Pottiaceae*). Using data from a combined nrITS and cpDNA data set (concatenated analysis), several species had branches within their monophyletic group. For *Chionoloma bombayense*, what might have been a molecular race in Malawi was separated from one in Comores; this data, however, is doubtful as it is based on wrong identifications of specimens at (BM), see discussion of Werner et al. (2005) below. For *Pleurochaete squarrosa*, three strains were distinguished, one for North America, one for Germany, and another for a broad area in Europe. *Tortella fragilis* evinced distinct molecular differences between Russia and Greenland, while *T. flavovirens* showed distinctions between Spain and Australia. *Tortella tortuosa* demonstrated possible microevolutionary evolution with exemplars from Canada (British Columbia and Newfoundland) paraphyletic to one from Italy. There was no macroevolutionarily informative taxon-based heterophyly.

Spagnuolo et al. (2009) published a study sampling molecular genetic variation in Mediterranean populations of *Pleurochaete squarrosa* in which considerable inter- and intra-population diversity was noted with some cladistic structure.

Werner et al. (2014) produced a cladogram of a nrITS study of various species of *Tortella* that showed considerable well-supported cladistic structure in *Tortella flavovirens*, namely (**1.00** Spain (**1.00** Greece (**0.97**Australia, Netherlands))), with BPPs given in boldface. Note the geographic disjunction of the Australia and Netherlands strain (or if two strains, then at least the shared portion of the sequence). The specimens from Spain, Australia and the Netherlands were identical to those used in a previous publication by Grundmann et al. (2006), thus the similar branching pattern is not an independent sampling.

The study of *Barbula* (*Pottiaceae*) by Kučera et al. (2013) is somewhat more informative in that their cladogram is a phylogram that shows, with different length branches, differences between any two sister group strains of the same species. Unfortunately, few duplicates at the species level were included. Examination of the phylogram for the *rps4* dataset

revealed little heterophyly but considerable dichotomous branching within species, including differences between terminal sister-group pairs. Implied molecular strains may be noted for *Barbula indica* (Australia versus India), *B. gregaria* (Mexico versus India), and *B. unguiculata* (Austria versus USA).

**A relevant metadata study.** Studies by molecularly oriented systematists have revealed numbers of molecular strains within species of bryophytes. A metadata study has been conducted by Zander (2019b) of the number of molecular strains per species in the Pottiaceae (these all termed "races" in that study). The data for this study was based on several recent publications (Alonso et al., 2016; Cano et al., 2009; Grundmann et al., 2006; Köckinger et al., 2010; Kučera, Ignatov, 2015; Kučera et al., 2013, 2018; Werner et al., 2005, 2009, 2014). Molecular strains were inferred when two exemplars of the same species share at minimum one trait not shared by a third exemplar of the same species, i.e., an internal node with two exemplars terminal and one more basal. These species were called "multiracial." Molecular paraphyly was identified as a different species inserted on a node between two exemplars of one species, each then taken as a separate molecular strain. All entries that showed no evidence of molecular strains were ignored because they either were of one exemplar or the branches to several exemplars of one species are multifurcations without internal branches. Because cladograms only recognize shared traits, only a multifurcation to multiple exemplars of a single-species with one or more internal branches was taken as evidence of more than one molecular strain.

The study (Zander, 2019b) by inspection of cladogram structure (ignoring geographic ranges) showed 71 entries of multiracial species including 46 different species. The total number of molecular strains among the 46 multiracial species was 208. The average number of molecular strains for the 46 species (i.e., the number of internal cladogram nodes interpretable as signaling differently composed sequences in any one species) was **4.52**, for both paraphyletic and non-paraphyletic species.

The total number of paraphyletic instances among the 71 entries was 29. The number of paraphyletic species was 22, or **0.41** of the 46 different known (from cladogram structure) multiracial species. The number of different apophyletic species (those on a lineage distal to a paraphyly) in all sequences was 79. The average number of apophyletic species per paraphyly was

**3.59.** A total of 133 nodes were maximally distant (on the cladogram) between paraphyletic exemplars. The average number of nodes between maximally distant *paraphyletic* exemplars of the same species was **4.50**.

Thus, (1) large numbers of species have molecular strains, (2) those with sufficient data to determine the numbers of molecular strains average 4.52 molecular strains, (3) a large percentage (0.41) of all demonstrably multiracial species are also paraphyletic, (4) the many apophyletic species (an average of 3.59) per paraphyly indicate that an inferred progenitor-descendant relationship commonly involves many species or multiple radiation from one ancestor, and (5) the large number of nodes between most-distant paraphyletic exemplars of the same species (4.50) implies that phylogenetic differences between species on a molecular cladogram must take into account possible paraphyly by extinct or unsampled material of any one species. This means that every species represented by only one exemplar on a molecular cladogram must be expected to have a circle of possible paraphyly, i.e., of monophyletic uncertainty, of an average of 4.5 contiguous nodes in all directions.

**Past evidence from direct sequence comparison.** Prior study (Zander, 2013: 62) of sequence data published by other authors indicated that there was often considerable molecular variation among specimens of the same species. Examination of the Werner et al. (2004) aligned data set for their chloroplast *rps4* molecular study of the *Pottiaceae*, which was graciously provided by Olaf Werner, showed that *Anoetangium aestivum* and *Gymnostomum viridulum* differed by seven sites (2 first position, 2 second, 3 third), while *Erythrophyllopsis andinum* and *E. zanderi* differed by six sites (3 first position, 1 second, 3 third). On the other hand, the two exemplar specimens of *Splachnobryum obtusum* (the only species of which two specimens were analyzed) differed by fully 21 sites (4 first position, 7 second, 10 third). Although the rates of transformational changes at sequence sites, especially in the codon, surely differ, variation between exemplars of the same species in the same studied sequence is informative. It is doubtful that the two samples of *S. obtusum* are not in the same species, or that *G. viridulum* is a misidentification. Clearly, molecular variation in a cladogram within a species may be unappreciated evidence of the age of the species and of possible extinct strains. Throughout this paper, authorities for the taxonomic names given may be found in the papers cited.

## Materials and Methods

Pre-aligned sequences, on which previously published molecular cladograms of the *Pottiaceae* (Alonso et al., 2016; Cano et al., 2009; Werner et al., 2005) were based, were kindly made available to the present author. These were examined for evidence of molecular variation that may imply operation of an evolutionary process. Also, infraspecific evidence of cladistic structure was taken to imply serial descent of molecular strains. Such evidence, especially if associated with geographic disjunction, is indication of molecular races (coherent allopatric sets of strains) that imply past or present speciation.

There are two sources of information on molecular cladistic structure. First, simple inspection of a cladogram may show branching in a lineage leading to three or more exemplars of one species. This implies that two exemplars share at least one trait not found in a third. Second, direct comparison of DNA sequences allows discovery of differences between infraspecific sequences that represent populations with at least that amount of distinction. Species that either show complex branching on a cladogram or are clearly distinct in actual DNA base pairs are both termed here *multiracial*, whether well supported or not. Sometimes one or more different species are inserted among the branches from one species. That one species is termed *paraphyletic*, and the evidence implies it is ancestral to species in the same lineage but which are more distal on the cladogram. These species bracketed by branches on the cladogram are termed *apophyletic* species, meaning descendant in a phylogenetic context.

The same sequences for exemplars of the same species were checked for molecular variation between exemplars and between geographic regions. The examination technique was visual inspection. When all bases were given (rather than just exceptions from the first line), the first three letters of the difficult-to-distinguish ATCG were globally changed to ., |, and x (full stop, vertical bar and the letter x). Microsoft Wordpad was used with word wrap off to visually compare lines. Rows of exemplar data of the same species were "selected" to render them in blue for ease of comparison and scoring of differences. Only those DNA sites with bases evident for all samples of a species were scored, that is, a gap in any one of the exemplars of the same species eliminated that DNA site. Total differences were divided by number of exemplars to determine average number of base changes per species.

Table 1. Metadata information on species with infraspecific cladistic structure from publications of various authors, showing support and amount of variation. Provided are species name; first author and date published; molecular sequence; Newick format cladistic structure and collecting localities of samples (some abbreviated) with Bayesian posterior probabilities in boldface; kind of structure where S = same sequences, M = multiracial, P = paraphyletic; number of exemplars (specimens sequenced); total number of site changes for all exemplars; average number of changes per exemplar for that one species; and total number of sites in sequence. "Combined cpDNA" analysis used *atpB-rbcL*, *trnG*, and *trnL-F* data). In the structure column, the locales are given for the name in the second column, and both name and locale for any other taxa included in the clustering

	Species name	Paper	Sequence	Cladistic structure	Type of structure	# Exemplars	Total changes per sequence	Ave. # changes per exemplar in one species	# Sites
1	<i>Hennediella heimii</i>	Cano 2009	nrITS	( <b>0.95</b> Bolivia, Chile, Antarctica, Estonia)	M	4	35	8.75	973
2	<i>Hennediella longirostris</i>	Cano 2009	nrITS	( <b>1.00</b> Ecuador, Bolivia)	M	2	13	6.50	973
3	<i>Hennediella platyphylla</i>	Cano 2009	nrITS	( <b>1.00</b> Chile, Chile)	M	2	3	1.50	973
4	<i>Hennediella polyseta</i>	Cano 2009	nrITS	( <b>0.97</b> Bolivia ( <b>1.00</b> Ecuador, Peru))	M	3	19	6.33	973
5	<i>Hennediella stanfordensis</i>	Cano 2009	nrITS	( <b>1.00</b> Australia ( <b>0.98</b> USA, Greece))	M	3	4	1.33	973
6	<i>Hyophila involuta</i>	Alonso 2016	nrITS	( <b>1.00</b> China, India)	M	2	23	11.50	1171
7	<i>Oxystegus arboreus</i>	Alonso 2016	nrITS	(Brazil2 ( <b>0.99</b> Brazil1, <i>O. duidense</i> Guyana))	P	2	4	2.00	1171
	<i>Oxystegus arboreus</i>	Alonso 2016	combined cpDNA	( <b>1.00</b> Brazil1,2)	S	2	0+0+0	0.00	1838
8	<i>Oxystegus crassicostratus</i>	Alonso 2016	nrITS	(New Caled1,2)	M	2	4	2.00	1171
	<i>Oxystegus crassicostratus</i>	Alonso 2016	combined cpDNA	( <b>1.00</b> NewCaled1,2)	M	2	3+0+0	1.50	1838
9	<i>Oxystegus daldinianus</i>	Alonso 2016	nrITS	((Norway ( <i>O. recurvifolius</i> UK1 ( <b>1.00</b> Ireland1,2, Japan, Switz, China))) ( <i>O. tenuirostris</i> UK1,2) ( <b>1.00</b> <i>O. tenuirostris</i> Réunion, Comoros))	P	7	26	3.71	1171
	<i>Oxystegus daldinianus</i>	Alonso 2016	combined cpDNA	( <b>0.99</b> ( <i>O. tenuirostris</i> Réunion, Comoros) ( <b>1.00</b> <i>O. recurvifolius</i> Nepal ( <b>1.00</b> Ireland2, Norway ( <b>0.99</b> Japan, Switz))))	P	5	6+1+2	1.80	1838
10	<i>Oxystegus duidense</i>	Alonso 2016	nrITS	( <b>1.00</b> Suriname ( <i>O. arboreus</i> Brazil2 ( <b>0.99</b> <i>O. arboreus</i> Brazil1, Guyana)))	P	2	15	7.50	1171
	<i>Oxystegus duidense</i>	Alonso 2016	combined cpDNA	( <b>1.00</b> (Suriname ( <b>1.00</b> <i>O. arboreus</i> Brazil1,2) ( <b>1.00</b> Guyana, Venezuela)))	P	3	0+1+1	0.67	1838
11	<i>Oxystegus hibernicus</i>	Alonso 2016	nrITS	( <b>1.00</b> UK ( <b>1.00</b> Nepal ( <b>0.97</b> Ireland1,3 ( <b>0.97</b> Ireland2,4,5))))	M	7	10	1.43	1171
	<i>Oxystegus hibernicus</i>	Alonso 2016	combined cpDNA	( <b>1.00</b> Nepal, Ireland5)	M	2	2+1+0	1.50	1838
12	<i>Oxystegus minor</i>	Alonso 2016	nrITS	( <b>0.99</b> Austria ( <b>1.00</b> UK1, UK2))	M	3	9	3.00	1171
13	<i>Oxystegus recurvifolius</i>	Alonso 2016	nrITS	(UK1) (UK2) [distant on cladogram]	M	2	18	9.00	1171
14	<i>Oxystegus tenuirostris</i>	Alonso 2016	combined cpDNA	(DomRep, Panama) ( <b>0.99</b> Réunion, <i>O. recurvifolius</i> Nepal) ( <b>1.00</b> Brazil, Ecuador, India, China (UK1 (France, Sweden)))	P	10	0+14+3	1.70	1838
	<i>Oxystegus tenuirostris</i>	Alonso 2016	nrITS	(India, UK2, Nepal (( <b>1.00</b> Brazil, Ecuador) ( <b>0.98</b> Panama, France, China, Sweden))) [and distant] (DomRep)	M	10	21	2.10	1171
	<i>Oxystegus tenuirostris</i>	Werner 2005	nrITS	(Germany, Germany)	M	2	16	8.00	1204
	<i>Oxystegus tenuirostris</i> var. <i>holtii</i>	Alonso 2016	nrITS	( <b>0.97</b> UK, Ireland)	S	2	0	0.00	1171

	Species name	Paper	Sequence	Cladistic structure	Type of structure	# Exemplars	Total changes per sequence	Ave. # changes per exemplar in one species	# Sites
15	<i>Pachyneuopsis miyagii</i>	Alonso 2016	nrITS	(1.00 Japan1,2)	S	2	0	0.00	1171
	<i>Pachyneuopsis miyagii</i>	Alonso 2016	combined cpDNA	(1.00 Japan1,2, Vietnam)	M	3	0+1+0	0.33	1838
16	<i>Pseudosymblepharis angustata</i>	Alonso 2016	nrITS	(India) (PNewGuinea) (Malaysia (0.95 <i>P. schimperiana</i> Honduras, China)) [scattered]	P	4	10	2.50	1171
	<i>Pseudosymblepharis angustata</i>	Alonso 2016	combined cpDNA	(Malaysia (PNewGuinea (China ( <i>T. dubium</i> NewCaled1,2, PNewGuinea)))) {separated} (1.00 Nepal, India)	P	5	2+2+2	1.20	1838
17	<i>Pseudosymblepharis duriuscula</i>	Alonso 2016	nrITS	(China (Peru, <i>P. angustata</i> India, Comoros))	P	3	5	1.67	1171
18	<i>Pseudosymblepharis richardsii</i>	Alonso 2016	nrITS	(Mexico (1.00 PuertoRico, Belize2))	M	3	3	1.00	1171
19	<i>Pseudosymblepharis schlimii</i>	Alonso 2016	combined cpDNA	(1.00 Brazil1,2)	S	2	0+0+0	0.00	1838
20	<i>Tortella fragilis</i>	Werner 2005	nrITS	(Greenland, Russia)	M	2	4	2.00	1204
21	<i>Tortella humilis</i>	Werner 2005	nrITS	(SAfrica (Eur (NAm, SAm)))	M	4	32	8.00	1204
	<i>Tortella humilis</i>	Alonso 2016	nrITS	(1.00 Brazil, Spain)	M	2	16	8.00	1171
22	<i>Tortella tortuosa</i>	Werner 2005	nrITS	(NAm, Africa)	M	2	1	0.50	1204
23	<i>Trichostomum brachydontium</i>	Alonso 2016	nrITS	(Spain1 (1.00 Bolivia (Spain2, Portugal)))	M	4	21	5.25	1171
	<i>Trichostomum brachydontium</i>	Alonso 2016	combined cpDNA	(Spain1,2, Portugal, Bolivia)	M	4	2+4+2	2.00	1838
24	<i>Trichostomum crispulum</i>	Alonso 2016	nrITS	(1.00 France, Spain)	S	2	0	0.00	1171
	<i>Trichostomum crispulum</i>	Alonso 2016	combined cpDNA	(1.00 France, Spain)	S	2	0+0+0	0.00	1838
25	<i>Trichostomum dubium</i>	Alonso 2016	nrITS	(0.97 NewCaled2 (NewCaled1, PNewGuinea))	M	3	4	1.33	1171
	<i>Trichostomum dubium</i>	Alonso 2016	combined cpDNA	(NewCaled1,2, PNewGuinea)	M	3	1+0+1	0.67	1838
26	<i>Trichostomum leptocylindricum</i>	Alonso 2016	nrITS	(Peru, Brazil, (0.97 <i>T. dubium</i> NewCaled2 ( <i>T. dubium</i> NewCaled1, PNewGuinea))) (Brazil3, Venezuela, <i>P. angustata</i> (Brazil3,4))	P	6	14	2.33	1171
	<i>Trichostomum leptocylindricum</i>	Alonso 2016	combined cpDNA	(1.00 Venezuela, Brazil3 (1.00 Brazil1,2) (1.00 Peru (Brazil4, <i>Pseudosymblepharis</i> sp. Peru)))	P	6	1+15+7	3.83	1838
27	<i>Trichostomum sweetii</i>	Alonso 2016	nrITS	(1.00 USA1,2)	S	2	0	0.00	1171
28	<i>Weissia condensa</i>	Alonso 2016	combined cpDNA	(1.00 Spain1,2)	M	2	0+0+2	1.00	1838
29	<i>Weissia controversa</i>	Werner 2005	nrITS	(Australia (Eur (NAm, Eur)))	M	4	17	4.25	1204
30	<i>Weissia jamaicensis</i>	Werner 2005	nrITS	(NAm, CentAm)	M	2	13	6.50	1204
	<i>Weissia jamaicensis</i>	Alonso 2016	nrITS	(1.00 Brazil (Peru, Venezuela))	M	3	8	2.67	1171
	<i>Weissia jamaicensis</i>	Alonso 2016	combined cpDNA	(1.00 Brazil (1.00 Peru, Venezuela))	M	3	0+0+2	0.67	1838
31	<i>Weissia longifolia</i>	Werner 2005	nrITS	(Africa, Eur)	M	2	5	2.50	1204



Table 2. **Two data structures informative of radiative or linear evolution.** Complex 1 shows Species A as progenitor with Species B through E radiating from the progenitor because they have no other shared traits. Complex 2 shows Species F as progenitor, but the remaining species building on shared traits to yield a fully linear progression of progenitors. Numbers refer to different traits or sets of traits that distinguish a morphospecies

Complex 1	Traits				
Species A	1	0	0	0	0
Species B	1	2	0	0	0
Species C	1	0	3	0	0
Species D	1	0	0	4	0
Species E	1	0	0	0	5

Complex 2	Traits				
Species F	1	0	0	0	0
Species G	1	2	0	0	0
Species H	1	2	3	0	0
Species I	1	2	3	4	0
Species J	1	2	3	4	5

## Results

The present metadata re-interpretation of other authors' work focused on the moss family *Pottiaceae*. Data from sequence comparison and from inspection of cladogram branching are given in Table 1.

(1) The first point to be taken is that apparent molecular strains are present in both non-paraphyletic and paraphyletic species. This supports the theory that internal racial differentiation signaled by differences in DNA sequences leads to or is causally associated with serial descent of one or more extant taxa from the paraphyletic taxon. Thus, molecular paraphyly is important information about the evolutionary process, and should not be suppressed by the phylogenetic practices of taxonomic synonymy or splitting into cryptic taxa to preserve strict monophyly. Examples of such unnecessary synonymy and splitting are given by Vanderpoorten and Shaw (2010).

(2) The second major conclusion is that because considerable cladistic structure exists at the infraspecific level, progenitor taxa are already strongly cladistically dichotomized molecularly. Thus, the ultimate source of molecular paraphyly is internal to each species and does not reflect polyphyly. The average number of contiguous nodes that such internal paraphyly spans is 4.5.

(3) A third major conclusion is that molecular analysis cannot track multiple radiation from a single progenitor, because any one progenitor has its strains molecularly already pre-branched and often well supported. The data set in expressed trait (i.e., morphology) macroevolutionary analysis is expected to ideally be a mix of two informative structures, simplified in Table 2. Complex 1 shows Species A as progenitor with Species B through E radiating from the progenitor

because there are otherwise no shared traits among the descendants; thus, macroevolutionary formula =  $A > (B,C,D,E)$ . Complex 2 shows Species F as progenitor, but the remaining species building on increasingly shared traits to yield a fully linear progression of progenitors; thus, formula =  $F > G > H > I > J$ . Molecular data cannot support or falsify the relationships between morphospecies suggested by Complex 1 in Table 2. This is a major short-coming of molecular analysis because adaptive evolution and distinctive implications of nearly neutral differentiation both occur at the level of expressed traits.

**Results from inspection of cladogram structure.** Alonso et al. (2016) demonstrated (Table 1) both classical taxon-level molecular heterophyly and intraspecies dichotomous branching indicative of microevolutionary intraspecies heterophyly. Heterophyly at the species level (macroevolution) was shown by *Trichostomum leptocylindricum* strains in South America generating two strains of *T. dubium* in New Caledonia and Papua New Guinea. *Oxystegus daldinianus* in Comoros apparently is closely related to *O. tenuirostris* in La Réunion, and may have been generated from *O. recurvifolius* in Nepal or perhaps elsewhere. *Oxystegus tenuirostris* exhibited many strains but no informative cladistic structure. *Oxystegus arboreus* generated *Oxystegus duidense* and vice versa in confounding data. A microevolutionary scenario is implied by dichotomous branching in *Trichostomum brachydontium* with European populations apparently generating a different strain in Bolivia, which itself gave rise to another European strain (a dubious result).

An analysis of the genus *Henediella* (*Pottiaceae*) by Cano et al. (2009) using nrITS data found dichotomous branching within the species *Henediella polyseta* (Bolivia versus Ecuador and Peru), and *H. stanfordensis* (Australia versus USA and Greece).

The Werner et al. (2005) study showed *Tortella humilis* having North and South American strains derived from a European strain, itself derived from a South African strain. It is probable that increased sampling will tell if this is a straight-forward inference or part of a much more complicated infraspecific pattern. The same odd, doubtful geographic relationship is shown with *Weissia condensa* strains in North America and Europe derived from a different European strain, itself derived from an Australian strain.

Other geographic relationships in cladograms from the Alonso et al. (2016), Cano et al. (2009) and Werner (2005) studies show strains of the same species present in both sympatric (same country), and short and long

distance allopatric situations. Given the small sample, additional analysis is needed.

**Results from sequence comparisons.** Recent publications are a source of information on DNA sequence heterogeneity within species. Because a species' published sequences may be reused (e.g., from GenBank sequence database) by multiple authors, the same conclusions in different studies may not be significant in all respects in that differences in branching among different samples of the same species are partially masked by the duplicate data. For instance, the study of Alonso et al. (2016) used 19 sequence samples previously used in the Köckinger et al. (2010) study. All of the possible evolutionary relationships shown in Fig. 1 were found in the data examined. The following discussions are based on the information in Table 1.

Variation was found by Cano et al. (2009) using nrITS data to be extensive among four samples of the species *H. heimii*, with 35 of the 973 sites of the sequence having variation and no gaps. There was no evidence of cladistic structure (as shared variation) or of geographic molecular races in *H. heimii*. Scoring only sites with a variant in one particular geographic locale alone, there were two base changes for Estonia, seven for Antarctica, nine for Bolivia, and four for Chile.

Heterophyly that indicated molecular strains of taxa somewhat distant on a molecular cladogram was quite common in the study of Werner et al. (2005) using nrITS data (Table 1). The cladogram included many taxa of *Pottiaceae* with duplicate exemplars among the same species. The multiplicity of molecular strains implied by this analysis indicates considerable complexity in evolutionary pathways and, in addition, complexity foreboded by possible extinct molecular strains that further complicate an inferable evolutionary tree.

According to O. Werner (pers. comm.) in that 2005 study, re-identifications post-publication found *Chionoloma bombayensis* (Malawi) was actually *Tortella xanthocarpa*; the same from China was *Pseudosymblypharis angustata*; the same from Comoros was *Tortella vernicosa*; and the same from South Africa was *Tortella humilis*. In addition, *Trichostomum tenuirostre* 2 (Germany) was *Tortella bambergeri*, *T. tenuirostre* 3 (UK) was *T. tenuirostre* 2 (Germany). The sequence data on which the variability in Table 1 was based is for the corrected identifications, and seems firm.

The sequence data given in Table 1 significantly enlarge upon inferences obtained from visual inspection of cladogram nesting:

(1) There were 159 exemplars of 31 species studied, with an average of **2.92** site changes per *exemplar*. The number of site changes among strains in any one *species* is large and variable as given in "total changes per sequence", that is, the more exemplars are studied, the more strains are discovered.

(2) Samples of the same species with identical sequence data are uncommon. Three species and one variety (*Oxystegus tenuirostris* var. *holtii*, *Pachyneuroopsis miyagii*, *Trichostomum crispulum*, *T. sweetii*) showed no nrITS molecular variation, although sampling was small (two exemplars each). The geographic provenances were not globally distant, as most species had only short distances between sample sites.

(3) Eleven species showed molecular variation in the sequences studied but no cladistic structure. The differences may be stochastic, and unrelated as descendant and progenitor.

(4) Cladogram structure with little indication of geographic distinctions between the strains was rare. Two species showed structure in the cladogram implying molecular variation but no strong support against random distribution. These were *Tortella humilis* and *Weissia controversa*, globally common and widespread, probably of old distribution, and may represent genetic relicts.

(5) Strong support at Bayes posterior probability of 0.95, 0.99 or 1.00 for molecular races was shown for **7 of the 31 species** in the metadata study. The fact that one-fourth of the species demonstrate molecular races supports inference of pre-speciational sorting of molecular lineages. There is some correlation of well-supported groups and geographic provenance of the samples. Additional study is needed for clarification.

(6) Species level paraphyly and short-distance apparent molecular polyphyly implying linear macroevolutionary transformation at the species and genus levels is found in another **8 of the 31 species** studied, again with some correlation of geography and clustering of molecular strains. Thus, 15 of the 31 species, about half, show evidence of DNA changes tracking infraspecific differentiation of populations pre-sorted before speciation. There seems to be sufficient evidence to warrant further study of this implied gradation between infra- and intra-species serial descent.

(7) In Table 1, base changes in DNA sequences of each exemplar of one species are not given. Instead, the relevant information on evolution due to shared traits is given in column 4: cladistic structure. The ten species with the largest average number of site changes

in nrITS per exemplar were: *Hennediella heimii* (8.75), *Hennediella longirostris* (6.5), *Hyophila involuta* (11.5), *Oxystegus daldinianus* (7.5), *Oxystegus duidense* (7.5), *Oxystegus recurvifolius* (9), *Oxystegus tenuirostris* (8), *Tortella humilis* (8), *Trichostomum brachydontium* (5.25), and *Weissia jamaicensis* (6.5). These taxa may or may not have well-supported (by BPP) cladistic structure; names of those that do are boldfaced. One might make the tentative conclusion that, given the many accumulated mutations, the light-faced species above are ancient, and, through speciation, have been stripped of well-supported molecularly isolated groups, while bold-faced species are less old, and are still evolving. This complements Darwin's "manufactory hypothesis" (Haskell, Adhikari, 2009) that speciose genera should be comprised of species made up of many varieties or incipient species such that new species are generated from such infraspecific variation.

(8) The *Oxystegus* molecular species data from the Alonso et al. (2016) study was imported into the software PAST (Hammer 2018; Hammer et al., 2001). Cluster analysis with UPGMA and Euclidean similarity index for the *Oxystegus* species generated a dendrogram (Figure 2) similar to the cladogram of the Alonso et al. original study as reflected in the formulae for *Oxystegus* species in Table 1. The same multiple differentiation of infraspecific strains was shown. There was also evident molecular paraphyly (or the analogic equivalent in terms of UPGMA overall similarity of sequences) of *Oxystegus recurvifolius* with both *O. daldinianus* and *O. minor* as apophyletic, and *O. tenuirostris* paraphyletic to the apophyletic *O. daldinianus* and *O. minor*. One might infer that inasmuch as the range of molecular variation in *O. recurvifolius* is more inclusive than that of *O. tenuirostris*, an initial inference would be that the former is more representative of the more ancient species in the genus.

(9) The aligned sequences of *Oxystegus* species (Alonso et al., 2016) were shortened by eliminating sites with identical or uninformative data, then they were compared. Differences between species were rather large, mostly by 11–13 sites, but ranging to 22 (between *O. hibernicus* and *O. tenuirostris*). Differences among infraspecific strains were smaller, largely 0–14 site differences. The number of mutations of infraspecific strains are, as expected, zero ranging to the number of differences shown between species in *Oxystegus*. From the above observations, molecular heterophyly is a natural additive phenomenon, providing a clue to true monophyly of many species rendered distant on a molecular cladogram.

## Discussion

This paper addresses in part two problems affecting modern systematics. (1) Cladistic analysis is of transformations of sets of shared traits rather than of direct, serial transformation between a known or inferred ancestor and its descendant. (2) Molecular systematics ignores extinct paraphyly as a source of hidden morphotaxon monophyly. Properly, molecular paraphyly implies evolutionarily monophyletic serial macroevolution (taken to an extreme, a series of molecularly paraphyletic species). Several species demonstrate (Table 1) paraphyly of other species among extant strains, and the extent of such extant paraphyly is an indication of the past frequency of extinct paraphyly. All problems are fundamentally due to a modern reliance on mechanical methods of evolutionary analysis involving hypothetico-deductivism (generating dichotomous cladograms from data on shared descent) as opposed to both deduction and scientific inductive inference involving discursive logic (generating evolutionary trees and filling in missing links from data on direct, serial descent) as described by Zander (2013, 2014a,b,c, 2019).

All the above evolutionary inferences are hypothetical, but hypothesis and theory are the basis for scientific analysis. Acceptable analysis of the directions of macro- and microevolution require in-depth sampling and study. The past use of molecular information for creating evolution-based classifications has been to simply treat molecular markers as traits in the classical manner (no matter what technique is used to create the cladograms). It is quite possible that much information may be obtained on evolution if paraphyly were ultimately recognized by phylogenetic systematists as informative of evolutionary direction.

How do we distinguish geographic strains as pre-speciation races from simple sympatric heterozygosity? In some cases, molecular variation was found within the same country, giving the possibility that no geographic isolation exists. Genetic heterozygosity may initiate paraphyly, but in itself does not imply separate evolutionary paths—one of which may speciate another taxon and the other not or a different taxon. Isolated molecular strains of the same taxon, however, have that potential. In cladistics, paraphyly is to be methodologically avoided, but in macroevolutionary systematics it is a desideratum as it indicates direction of linear descent, progenitor to descendant. Clearly, dense sampling similar to that done by Spagnuolo et al.

(2009) or Shaw (2000) is needed. Given great molecular variation among strains, the finding of sufficient similarity in terms of high Bayesian support to separate two terminal strains from a third strain on a lower branch allows the hypothesis that there are indeed molecular races showing microevolutionary linear descent among the variation.

Köckinger et al. (2010: 45) suggested that "high genetic variability often simply reflects the old age of a species. The lack of selection due [in mosses] to mainly vegetative propagation may have led to the co-existence of several ancient and also more modern genotypes over the whole Tertiary distribution area within millions of years." They speculate that the nearly identical ITS sequences of samples of *Oxystegus tenuirostris* var. *holtii* is probably due to the young age of the taxon, and they discuss a possibly ancient haplotype for *O. minor*.

Following this line of reasoning, I find it probable that the large variation in the sequences of *Tortella humilis* and *Hennediella heimii*, and to a lesser extent *Weissia controversa*, is due to the great age of these species. There also seems little well-supported infraspecific cladistic structure in these wide-spread and common species. This may be due to descendant species carrying away past cladistic molecular clustering or nesting through speciation or the paradoxically similar process of extinction. It is important to note that the studied sequences are traits that track evolution and are not generally themselves (supposed to be) directly affected by selection (but there are occasionally minor correlation of genetic strains with selection associated with different environments, Magdy et al., 2015). For this reason, molecular traits are not alone appropriate for classification. There is no practical species or genus concept based solely on molecular traits because they may or may not track evolutionarily linked expressed traits. High Bayesian support for taxa clustered by molecular tracking traits is not support for species distinctions representing expressed adaptations to separate evolutionary challenges or even expressed but adaptively neutral fixed distinctions between isolated populations. This is because that support may be for ancient races of a now extinct progenitor.

**Molecular variation in *Hepaticae*.** Liverworts, too, exhibit evidence of geographic strains in cladograms. The study of Feldberg et al. (2010) demonstrated internal dichotomous cladistic branching among three or more samples of monophyletic groups of the following species: *Cryptocolea pseudocclusa* (New Zealand

versus Chile versus Argentina), *Cuspidatula contracta* (Tanzania versus Mauritius), *C. monodon* (Australia possible microevolutionary derivation of New Zealand population), *Jamesoniella purpurascens* (heterophyly for a Madagascar strain possibly generating South African population), *J. colorata* (Australia versus South Africa versus Chile), *Pseudomarsupidium decipiens* (Mexico versus La Réunion), *Syzygiella securifolia* (Indonesia possibly generating Malaysia population), *S. anomala* (Ecuador of 3 strains versus Costa Rica versus Colombia), *S. tonduzana* (Ecuador populations generating Costa Rican population), *S. geminifolia* (Ecuador versus Tanzania versus La Réunion), *S. concreta* (four strains in Andes generating Democratic Rep. Congo population), and others not discussed here. There was no classical supraspecies-level molecular heterophyly in spite of the abundant molecular variation and thus no evidence of direct macroevolution. This means either that extinct molecular paraphyly is not a particular issue with this group or that prior nomenclatural enforcement of strict phylogenetic monophyly has hidden it.

This homogeneity is not the case with a molecular study of *Lophozia* and related taxa by Vilnet et al. (2008). In that study of nr ITS1–2 and chloroplast *trnL-F* sequences, a phylogram revealed much infraspecific cladistic structure, including species level paraphyly. Heterophyly implied the descent of *Schistochilopsis incisa* from *S. opacifolia*, *Protolophozia debiliformis* from *L. sudetica*, and *Lophozia propagulifera* from *L. excisa*, and both *L. schusteriana* and *L. silvicola* from *L. wenzelii*. Molecular divergence of geographically remote populations of some species was discussed by those authors in terms of comparative numbers of substitutions. Except for the anomalous position of *L. sudetica*, one could hypothesize that the genus *Lophozia* descended from some species of the genus *Schistochilopsis*, which is an evolutionarily important possibility to be considered but was reported only in the authors' observation that the latter genus is paraphyletic.

## Conclusion

What is the greater import of these findings? The present time is that of an extinction event of increasingly deadly climate change and associated apparently inexorable global catastrophes of extinction, drought, heat waves, wildfires and rising sea levels. To mitigate the effects, science should have a good predictive handle on expected disturbance in the biosphere. This means that

efforts should be made to estimate future evolution of species and ecosystems as they adapt (or not) to a much changed environment. Clearly, those species that are presently capable of adaptation to expected new conditions must be protected or encouraged. Natural regeneration may be impossible in highly dissected landscapes subject to climate change, and introduction of adapted or preadaptive species may be necessary to promote complex ecosystems.

The recourse is then to resilience ecology (Lake, 2012; Palmer et al., 2006). Simple ecosystem restoration requires a return to a previous state and this implies a no-longer-hoped-for static environment. Given the burning climate crisis and a tide of other disturbances (e.g., Harris et al., 2006; Perry et al., 2015), restoration must take place within a moving target and may never be complete in the historical sense. New concepts are replacing already complex techniques for restoration, including "assisted migration" that attempts to overcome a lack of corridors; "no analogue ecosystems" that, for survival, must integrate otherwise foreign floral and faunal elements; "de-extinction" in which genetic methods recreate or approximate extinct species or resolve regional extirpation with transportation and re-introduction; and a focus on a hoped-for "historical continuity" which rejects a static concept of ecosystems but foresees the establishment of self-sustaining workable complexity changing over time. Thus, "restoration" in context of climate change now necessarily means an aim to support holistically complex, resilient ecosystems not necessarily consisting of historically associated species.

Evolvability is the capacity of a species for adaptive evolution, thus survival of its lineage. This is affected by the hidden evolutionary potential in a species genome, which determines the generation of candidate phenotypes on which natural selection can act. Signs of great evolvability of a species are multiple biotypes, signaled by apparent isolation of multiple strains, races, and subspecies, as discussed in the last chapters of Zander (2018) and by Zander (2019) for *Anoetangium* (*Pottiaceae*). Heritable modifications in infraspecific molecular sequences are concomitant with isolation leading to phenotypic variability. A large literature is accumulating on this subject, see Hansen and Houle (2008), Kirschner and Gerhart (1998), Messer et al., (2016), and Pigliucci (2008). Changing ranges of tolerance may be tracked by highly evolvable taxa both anagenetically and through rapid speciation.

Core generative species (Zander, 2013: 83) demonstrating descendant species adapted to a new world climate regime might be distributed or salted in isolated habitats that have largely lost or will have lost their biological diversity. Ancient species of broad range but little genetic variation and evolutionary potential are of less long-term import than species (such as those bold-faced above) that are evolutionarily potent. Some apparently derived or descendant taxa that seem quite specialized compared to their putative extant ancestral species may have evolutionary prospects (Day et al., 2016), and are not evolutionary "dead ends" as suggested by Zander (2013: 81). The apparently highly specialized *Hennediella stanfordensis*, *Oxystegus arboreus*, and *O. duidense* are examples showing well-supported cladistic structure. Given the ability of at least the first species to thrive in harsh and arid habitats, these taxa may have important evolutionary consequence for further speciation into a future new world climatic regime. This projection—that future floras are to some extent customizable as new, complex integrations that will change biotype or even species composition while tracking climate change—is under the last-ditch assumption that, in maximally impacted areas, present or newly evolved biotype-rich species may contribute to the long-term mitigation of world-wide impact by expected vegetational and floristic devastation. An integrated biologically multicultural ecosphere will enhance human survival. One might hope that techniques to establish sustainable complexity that reverses climate warming can be developed faster than the time the Earth takes to evolve into a smoking Venus.

### Acknowledgements

I thank Marta Alonso García, María Cano Bernabé, Rosa María Ros-Espín, and Olaf Werner for communication of aligned molecular data sets. Anonymous reviewers contributed valuable suggestions. The Missouri Botanical Garden continues to offer much appreciated opportunity for working on this research.

### REFERENCES

- Alonso M., Jiménez J.A., Nylinder S., Hedenäs L., Cano M.J. 2016. Disentangling generic limits in *Chionoloma*, *Oxystegus*, *Pachyneuropsis* and *Pseudosymblypharis* (*Bryophyta: Pottiaceae*): An inquiry into their phylogenetic relationships. *Taxon*, 65: 3–18.
- Aubert D. 2017. A simple parsimony-based approach to assess ancestor-descendant relationships. *Ukrainian Botanical Journal*, 74(2): 103–120. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj74.02.103>

- Brummit W. 2002. How to chop up a tree. *Taxon*, 51: 31–41.
- Brummit W. 2008. Evolution in taxonomic perspective. *Taxon*, 57: 1049–1050.
- Cano M.J., Jiménez J.F., Gallego M.T., Jiménez J.A., Guerra J. 2009. Phylogenetic relationships in the genus *Hennediella* (*Pottiaceae*, *Bryophyta*) inferred from nrITS sequence data. *Plant Systematic and Evolution*, 281: 209–216.
- Clark B.R., Godfray H.C.J., Kitching I.J., Mayo S.J., Scoble M.J. 2009 (publ. Dec. 2008). Taxonomy as an eScience. *Philosophical Transactions of the Royal Society. A. Mathematical, Physical and engineering Sciences*, 367: 953–966. <https://doi.org/10.1098/rsta.2008.0190>
- Day E.H., Hua X., Bromham L. 2016. Is specialization an evolutionary dead end? Testing for differences in speciation, extinction and trait transition rates across diverse phylogenies of specialists and generalists. *Journal of Evolutionary Biology*, 29: 1257–1267.
- Dayrat B. 2005. Ancestor-descendant relationships and the reconstruction of the Tree of Life. *Paleobiology*, 31: 247–353.
- Feldberg K., Vána J., Long D.G., Shaw A.J., Hentschel J., Heinrichs J. 2009. A phylogeny of *Adelanthaceae* (Jungermanniales, Marchantiophyta) based on nuclear and chloroplast DNA markers, with comments on classification, cryptic speciation and biogeography. *Molecular Phylogeography and Evolution*, 55: 293–304.
- Funk D.J., Omland K.E. 2003. Species-level paraphyly and polyphyly: frequency, causes, and consequences, with insights from animal mitochondrial DNA. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34: 397–423.
- Futuyma D.J. 1998. *Evolutionary biology*. Third Edition. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Gophna U. (Ed.). 2013. *Lateral gene transfer in evolution*. Springer, New York.
- Grundmann M., Schneider H., Russell S.J., Vogel J.C. 2006. Phylogenetic relationships of the moss genus *Pleurochaete* Lindb. (*Bryales: Pottiaceae*) based on chloroplast and nuclear genomic markers. *Organisms, Diversity and Evolution*, 6: 33–45.
- Hammer Ø. 2018. *PAST, PAleontological STatistics, Version 3.22. Reference Manual*. Natural History Museum, University of Oslo.
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. 2001. PAST 3.22. Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Paleontologica Electronica*, 4(1): 1–9.
- Hansen T.F., Houle D. 2008. Measuring and comparing evolvability and constraint in multivariate characters. *Journal of Evolutionary Biology*, 21: 1201–1219.
- Harris J., Hobbs R.J., Higgs E., Aronson J. 2006. Ecological restoration and global climate change. *Restoration Ecology*, 14: 170–176.
- Haskell D.G., Adhikari A. 2009. Darwin's manufactory hypothesis is confirmed and predicts the extinction risk of extant birds. *PLOS One*, 4(5, e460): 1–6.
- Hörandl E. 2006. Paraphyletic versus monophyletic taxaevolutionary versus cladistic classifications. *Taxon*, 55: 564–570.
- Hörandl E. 2010. Beyond cladistics: Extending evolutionary classifications into deeper time levels. *Taxon*, 59(2): 345–350.
- Ignatov M.S., Kuznetsova O.I., Ignatova E.A. 2019. Hybridization in mosses and how remote it can be. *Biology Bulletin Reviews*, 9(3): 267–273.
- Jenner R.A. 2018. Evolution is linear: Debunking life's little joke. *Bioessays*, 40(1): 1700196. <https://doi.org/10.1002/bies.201700196>
- Kirschner M., Gerhart J. 1998. Evolvability. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)*, 95: 8420–8427.
- Köckinger H., Werner O., Ros R.M. 2010. A new taxonomic approach to the genus *Oxystegus* (*Pottiaceae*, *Bryophyta*) in Europe based on molecular data. *Nova Hedwigia. Beiheft*, 138: 31–49.
- Kučera J., Ignatov M.S. 2015. Revision of phylogenetic relationships of *Didymodon* sect. *Rufiduli* (*Pottiaceae*, *Musci*). *Arctoa*, 24: 79–97.
- Kučera J., Košnar J., Werner O. 2013. Partial generic revision of *Barbula* (*Musci: Pottiaceae*): Re-establishment of *Hydrogonium* and *Streblotrichum*, and the new genus *Gymnobarbula*. *Taxon*, 62: 21–39.
- Kučera J., Blockeel T.L., Erzberger P., Papp B., Soldan Z., Vellak K., Werner O., Ros R.M. 2018. The *Didymodon tophaceus* complex (*Pottiaceae*, *Bryophyta*) revisited: new data support the subspecific rank of currently recognized species. *Cryptogamie, Bryologie*, 39: 241–257.
- Lake P.S. 2012. Resistance, resilience and restoration. *Ecological Management Restoration*, 14: 20–24.
- Lee J.A., Marx C.J. 2019. Tales from the crypt(ic). *Science*, 365: 318–319.
- Magdy M., Werner O., McDaniel S.F., Goffinet B., Ros R.M. 2015. Genomic scanning using AFLP to detect loci under selection in the moss *Funaria hygrometrica* along a climate gradient in the Sierra Nevada Mountains, Spain. *Plant Biology*, 18: 280–288.
- Messer P.W., Ellner S.P., Hairston Jr.N.G. 2016. Can population genetics adapt to rapid evolution? *Trends in Genetics*, 32: 408–418.
- Moritz C., Schneider C. J., Wake D.B. 1992. Evolutionary relationships within the *Ensatina eschscholtzii* complex confirm the ring species interpretation. *Systematic Biology*, 41: 273–291.
- Morrison D.A. 2010. Using data-display networks for exploratory data analysis in phylogenetic studies. *Molecular Biology and Evolution*, 27: 1044–1057.
- Morrison D.A. 2014. Is the Tree of Life the best metaphor, model or heuristic for phylogenetics? *Systematic Biology*, 53: 628–638.
- Palmer M.A., Falk D.A., Zedler J.B. 2006. Ecological theory and restoration ecology. In: *Foundations of restoration ecology, the science and practice of ecological restoration series*. 2<sup>nd</sup> ed. Eds D.A. Falk, M.A. Palmer, Island Press, Washington, D.C., USA, pp. 1–10.

- Pennisi E. 2019. Genomics guides help for dwindling species. *Science*, 365(6450): 210. <https://doi.org/10.1126/science.365.6450.210>
- Perry L.G., Reynolds L.V., Beechie T.J., Collins M.J., Shafroth P.B. 2015. Incorporating climate change projections into riparian restoration planning and design. *Ecohydrology*, 8: 863–879.
- Rieseberg L.H., Brouillet L. 1994. Are many plant species paraphyletic? *Taxon*, 43: 21–32.
- Shaw A.J. 2000. Molecular phylogeography and cryptic speciation in the mosses, *Mielichhoferia elongata* and *M. mielichhoferiana* (Bryaceae). *Molecular Ecology*, 9: 595–608.
- Shaw A.J. 2001. Biogeographic patterns and cryptic speciation in bryophytes. *Journal of Biogeography*, 28: 253–261.
- Shaw A.J., Werner O., Ros R.M. 2003. Intercontinental Mediterranean disjunct mosses: morphological and molecular patterns. *American Journal of Botany*, 90: 540–550.
- Spagnuolo V., Terracciano S., Giordano S. 2009. Clonal diversity and geographic structure in *Pleurochaete squarrosa* (Pottiaceae): different sampling scale approach. *Journal of Plant Resolution*, 122: 161–170.
- Thompson J.N. 2013. *Relentless evolution*. University of Chicago Press, Chicago.
- Vanderpoorten A., Shaw A.J. 2010. The application of molecular data to the phylogenetic delimitation of species in bryophytes: A note of caution. *Phytotaxa*, 9: 229–237.
- Vilnet A.A., Konstantinova N.A., Troitsky A.V. 2008. Phylogeny and systematics of the genus *Lophozia* s. str. (Dumort.) Dumort. (*Hepaticae*) and related taxa from nuclear ITS1–2 and chloroplast *trnL-F* sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 47: 403–418.
- Werner O., Köckinger H., Magdy M., Ros R.M. 2014. On the systematic position of *Tortella arctica* and *Trichostomum arcticum* (Bryophyta, Pottiaceae). *Nova Hedwigia*, 98: 374–293.
- Werner O., Köckinger H., Jiménez J. A., Ros R.M. 2009. Molecular and morphological studies on the *Didymodon tophaceus* complex. *Plant Biosystems*, 143(Suppl.): S136–145.
- Werner O., Ros R.M., Cano M.J., Guerra J. 2004. Molecular phylogeny of Pottiaceae (Musci) based on chloroplast rps4 sequence data. *Plant Systematic and Evolution*, 243: 147–164.
- Werner O., Ros R.M., Grundmann M. 2005. Molecular phylogeny of Trichostomoideae (Pottiaceae, Bryophyta) based on nrITS sequence data. *Taxon*, 54: 361–368.
- Zander R.H. 2008a. Evolutionary inferences from non-monophyly of traditional taxa on molecular trees. *Taxon*, 57: 1182–1188.
- Zander R.H. 2008b. Statistical evaluation of the clade "Rhabdoweisiaceae." *Bryologist*, 111: 292–301.
- Zander R.H. 2009. Evolutionary analysis of five bryophyte families using virtual fossils. *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 66: 263–277.
- Zander R.H. 2010. Taxon mapping exemplifies punctuated equilibrium and atavistic saltation. *Plant Systematic and Evolution*, 286: 69–90.
- Zander R.H. 2013. *Framework for post-phylogenetic systematics*. Zetetic Publications, St. Louis.
- Zander R.H. 2014a. Classical determination of monophyly, exemplified with *Didymodon* s. lat. (Bryophyta). Part 1 of 3, synopsis and simplified concepts. *Phytoneuron*, 2014-78: 1–7.
- Zander R.H. 2014b. Classical determination of monophyly, exemplified with *Didymodon* s. lat. (Bryophyta). Part 2 of 3, concepts. *Phytoneuron*, 2014-79: 1–23.
- Zander R.H. 2014c. Classical determination of monophyly exemplified with *Didymodon* s. lat. (Bryophyta). Part 3 of 3, analysis. *Phytoneuron*, 2014-80: 1–19.
- Zander R.H. 2014d. Support measures for caulistic macroevolutionary transformations in evolutionary trees. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 100: 100–107.
- Zander R.H. 2016. Macrosystematics of *Didymodon* sensu lato (Pottiaceae, Bryophyta) using an analytic key and information theory. *Ukrainian Botanical Journal*, 73(4): 319–333. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj73.04.319>
- Zander R.H. 2017a. *Anoetangium sikkimense* (Pottiaceae, Bryophyta) new to the New World from Alaska, and its macroevolutionary relationships. *Bryologist*, 120: 435–440.
- Zander R.H. 2017b. *Oxystegus daldinianus* (Pottiaceae, Bryophyta) new to the New World, evaluated with two new tools for floristics. *Bryologist*, 120: 51–57.
- Zander R.H. 2018. *Macroevolutionary systematics of Streptotrichaceae of the Bryophyta and application to ecosystem thermodynamic stability*. Edition 2. Zetetic Publications, St. Louis.
- Zander R.H. 2019a. Macroevolutionary evaluation methods extended, consolidated, and exemplified with *Anoetangium* (Pottiaceae, Bryophyta) in North America and the Himalayas. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 104: 324–338.
- Zander R.H. 2019b. Macroevolutionary versus molecular analysis: Systematics of the *Didymodon* segregates *Aithobryum*, *Exobryum* and *Fuscobryum* (Pottiaceae, Bryophyta). *Hattoria*, 10: 1–38.

Recommended for publication by S.L. Mosyakin

## *Loranthus europaeus* (Loranthaceae) in Ukraine: an overview of distribution patterns and hosts

Yuliya A. KRASYLENKO<sup>1,2</sup>, Ruslan Yu. GLEB<sup>3,4</sup>, Olena D. VOLUTSA<sup>5,6</sup>

<sup>1</sup>Centre of the Region Haná for Biotechnological and Agricultural Research, Palacký University Olomouc  
27 Šlechtitelů Str., Olomouc 783 71, Czech Republic

<sup>2</sup>Institute of Food Biotechnology and Genomics, National Academy of Sciences of Ukraine  
2a Osipovskogo Str., Kyiv 04123, Ukraine

<sup>3</sup>Carpathian Biosphere Reserve  
77 Krasne Pleso Str., Rakhiv 90600, Ukraine

<sup>4</sup>M.M. Gryshko National Botanic Garden  
1 Timiryazevska Str., Kyiv 01014, Ukraine

<sup>5</sup>Yuriy Fedkovych Chernivtsi National University, Institute of Biology, Chemistry and Biological Resources  
11 Fedkovych Str., Chernivtsi 58022, Ukraine

<sup>6</sup>Khotyn'sky National Nature Park  
69 Olimpiyska Str., Khotyn 60000, Chernivtsi Region, Ukraine

[y.krasylenko@gmail.com](mailto:y.krasylenko@gmail.com); [gleb.ruslan@gmail.com](mailto:gleb.ruslan@gmail.com); [o.volutsa@chnu.edu.ua](mailto:o.volutsa@chnu.edu.ua)

Krasylenko Yu.A., Gleb R.Yu., Volutsa O.D. 2019. *Loranthus europaeus* (Loranthaceae) in Ukraine: an overview of distribution patterns and hosts. *Ukrainian Botanical Journal*, 76(5): 406–417.

**Abstract:** Updated information on geographic distribution patterns and hosts of *Loranthus europaeus* in Ukraine is presented as a list of known localities and a schematic map based on data of field observations, herbarium collections, and literature sources. The field study areas with eight localities directly surveyed by the authors included: Chernivtsi Region (Hertsayiv'sky and Kelmenets'ky districts), Zakarpattia (Transcarpathian) Region (Rakhiv'skyi District) and Khmelnyts'kyi Region (Kamianets-Podil'sky District) of Ukraine. In Ukraine *L. europaeus* has been recorded since the 19<sup>th</sup> century. In total, it was reported from ca. 30 localities in Ukraine, mostly in the southwestern regions of the country at the northeastern limits of the Eastern European part of its range. The records from Kyiv Region and Crimea remain questionable. Within its range in Ukraine, *L. europaeus* parasitizes *Quercus* species as its primary hosts. In our opinion, this mistletoe species is not expected to become a noxious pest causing considerable damage for the Ukrainian forests, unlike the European mistletoe, *Viscum album*. Moreover, *L. europaeus* is recommended for special protection in Khmelnyts'kyi Region and is included in the list of regionally rare plants of administrative units of Ukraine.

**Keywords:** distribution, hosts, *Loranthus*, mistletoe, *Quercus*, range, stem hemiparasite, Ukraine

Submitted 11 March 2019. Published 31 October 2019

Красиленко Ю.А.<sup>1,2</sup>, Глеб Р.Ю.<sup>3,4</sup>, Волюца О.Д.<sup>5,6</sup> 2019. *Loranthus europaeus* (Loranthaceae) в Україні: огляд особливостей поширення та рослин-господарів. *Ukrainian Botanical Journal*, 76(5): 406–417.

<sup>1</sup>Центр біотехнологічних та сільськогосподарських досліджень регіону Хан'я при Університеті Палацького в Оломоуці  
вул. Шлехтітелу 27, Оломоуц 783 71, Чеська Республіка

<sup>2</sup>ДУ "Інститут харчової біотехнології та геноміки Національної академії наук України"  
вул. Осиповського 2а, Київ 04123, Україна

<sup>3</sup>Карпатський біосферний заповідник  
вул. Красне Плесо 77, Рахів 90600, Україна

<sup>4</sup>Національний ботанічний сад імені М.М. Гришка НАН України  
вул. Тимірязевська 1, Київ 01014, Україна

<sup>5</sup>Чернівецький національний університет імені Юрія Федьковича, Інститут біології, хімії та біоресурсів, кафедра ботаніки, лісового і садово-паркового господарства  
вул. Федьковича 11, Чернівці 58022, Україна

<sup>6</sup>Хотинський національний природний парк  
вул. Олімпійська 69, Хотин 60000, Чернівецька обл., Україна

**Реферат.** У статті наведено оновлені відомості щодо поширення та рослин-господарів рідкісного стеблового напівпаразита дубової омели європейської (*Loranthus europaeus*) в Україні у вигляді переліку локалітетів та схематичної мапи, складеної на основі польових спостережень, опрацювання гербарних зборів та літературних джерел. Авторами було безпосередньо досліджено близько восьми локалітетів у Чернігівській (Герцаївський та Кельменецький райони), Закарпатській (Рахівський район) та Хмельницькій (Кам'янець-Подільський район) областях. Перші знахідки *L. europaeus* в Україні відомі з 19 ст. Загалом, цей вид знайдено у близько 30 локалітетах переважно у південно-західній частині України, де він перебуває на північно-східній межі східноєвропейського ареалу. Знахідки у Київській області та Криму потребують підтвердження. Головними господарями *L. europaeus* в Україні є різні види дубів (*Quercus* spp.). Цей вид омели, на відміну від омели білої (*Viscum album*), не завдає суттєвої шкоди лісам України і наразі вона не вважається фітокарантинним видом. Більш того, *L. europaeus* рекомендовано охороняти на регіональному рівні у Хмельницькій області.

**Ключові слова:** ареал, омела, поширення, рослини-господарі, стеблові напівпаразити, Україна, *Loranthus*, *Quercus*

© 2019 Yu.A. Krasylenko, R. Gleb, O. Volutsa. Published by the M.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine. This is an open access article under the terms of the Creative Commons Attribution License (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>), which permits use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited



## Introduction

Mistletoes, which is an English vernacular name for many species of obligate hemiparasitic plants belonging to several currently recognized genera (e.g., *Viscum* L., *Arceuthobium* M. Bieb., *Tupeia* Cham. & Schldl., *Phoradendron* Nutt., *Strutanthus* Mart., *Loranthus* Jacq., etc.) and even families of *Santalales* (e.g., *Viscaceae*, *Santalaceae*, *Loranthaceae*, etc.), are aerial hemiparasites of woody plants distributed widely from tropical to boreal physiographic zones (Beylin, 1986; Aukema, 2003; Mathiasen et al., 2008; Nickrent, 2010; Kuijt, 2015). Their role in forests and other habitats/ecosystems is considered to be ambivalent, or even contradictory. First, mistletoe fruits, due to their persistence in cold seasons in temperate regions, are usually consumed by birds and other animals. At the same time, mistletoes compromise trees' water balance and photosynthetic activity as pests by pirating water due to the haustorial connection of their endophytes to the host vascular system (Watson, 2001). Ornithochory favors an aggregated spatial distribution of infected trees (Glatzel, Geils, 2008). The infestation patterns are mostly discrete and distance-dependent (Matula et al., 2015).

The taxonomic circumscription of *Loranthus* Jacq. (*Loranthaceae*) considerably changed over time, and it remains problematic even now. Various authors recognized in the genus from ca. 500 or even 600 species (Krüssmann, 1977, and earlier authors) to ten (Nickrent et al., 2010) or just two (Kuijt, 2015) species. In earlier literature the genus encompassed most species of mistletoes parasitizing representatives of phylogenetically distant taxa (Krüssmann, 1977). Recently, according to the fundamentally revised phylogenetic classification of *Santalales* by Nickrent et al. (2010) based on nucleotide sequence data, it is widely accepted that subtribe *Loranthinae* Engl. includes just two genera: monotypic *Cecarria* Barlow with the only species *C. obtusifolia* (Merr.) Barlow inhabiting the Philippines, New Guinea, New Britain, and the Solomon Islands, and *Loranthus* Jacq. with ca. ten species occurring from Europe to southern China, and Sumatra. This classification is supported by palynomorphological data, since the genus *Loranthus* from subtribe *Loranthinae*, clade G, have pollen of Type B (Grímsson et al., 2018). However, Kuijt (2015) recognized only two species of *Loranthus*. Moreover, phylogenetic analysis of *L. europaeus* mitochondrial

genome performed for the studies of the mitochondrial genome evolution places this species in the *Santalales* as sister to *Gaiadendron* G. Don (*Loranthaceae*) (Zervas et al., 2019), though the taxonomic classification of Nickrent et al. (2010) separates *Loranthus* and *Gaiadendron* into different clades, and places these two genera in two different tribes, *Loranthae* and *Gaiadendreae*, respectively.

The only European species of this genus, *Loranthus europaeus* Jacq. (synonyms: *L. dioicus* Stokes, *Hyphear europaeum* (Jacq.) Danser; vernacular name: yellow or yellow-berried mistletoe) is a widespread deciduous hemiparasitic plant (Uotila, 2011–onward). Primary hosts of *L. europaeus* are species of *Quercus* L. (*Fagaceae*), such as *Q. pubescens* Willd., *Q. cerris* L., *Q. robur* L., *Q. petraea* (Matt.) Liebl., though it may also occur on *Castanea sativa* Mill. (*Fagaceae*) and rarely on *Olea europaea* L. (*Oleaceae*) (Krüssmann, 1977; Eliás, 1985; Zebec, Idžojt, 2006; Kumbasli et al., 2011; Saraj et al., 2015). It was reported that in Croatia it parasitizes several native and introduced oak species (*Q. robur*, *Q. petraea*, *Q. cerris*, *Q. pubescens*, *Q. frainetto* Ten., *Q. rubra* L., *Q. palustris* Münchh.) and *Castanea sativa* (*Fagaceae*), and also *Carpinus betulus* L. (*Betulaceae*) (Zebec, Idžojt, 2006). In Slovakia *L. europaeus* was also found on *Q. pubescens*, *Q. cerris*, *Q. petraea*, *Q. robur*, *Q. dalechampii* Ten., *Q. virgiliana* (Ten.) Ten., *Q. rubra* (*Fagaceae*), and on *Betula pendula* Roth (*Betulaceae*). Some additional hosts were reported, but these records remain unconfirmed: *Acer campestre* L., *Castanea sativa*, *Carpinus betulus*, and *Crataegus monogyna* Jacq. (Eliás 2002). In Slovenia (Kogelnik, 2002) *L. europaeus* parasitizes three native species of oak (*Q. petraea*, *Q. pubescens* and *Q. robur*) and *Castanea sativa*. The infestation rate (also known in literature as "infection rate") was greatest on *Q. petraea* and lower in *Q. frainetto*; no infestation was detected on *Q. cerris* in Turkey (Kumbasli et al., 2011). In the early publication by von Tübeuf (1923), several resistant non-host species for *L. europaeus* were mentioned, since the attempts to infect artificially were unsuccessful: *Populus balsamifera* L., *Malus domestica* (Suckow) Borkh. (reported as *Pyrus malus* L.), *Prunus padus* L., and *Laburnum anagyroides* Medik. (reported as *Cytisus laburnum* L.). Furthermore, hyperparasitism (epiparasitism) of *Viscum album* L. subsp. *album* on *L. europaeus* was described as well (Grazi, Urech, 1986).

*Loranthus europaeus* is widely distributed in Central and Southeastern Europe, the Eastern Mediterranean region, and also has several isolated populations in Asia Minor (Glatzel et al., 2016). In Ukraine, records of *L. europaeus* are quite scarce. These issues are addressed in the present article based on our revision of available specimens in the Ukrainian herbaria, relevant literature, and field observations made during 2005–2019.

## Materials and Methods

### Herbaria

The specimens from the main Ukrainian herbaria: KW (National Herbarium of Ukraine, M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences (NAS) of Ukraine, Kyiv), KWHA (M.M. Gryshko National Botanical Garden, NAS of Ukraine, Kyiv), KWHU (O.V. Fomin Botanical Garden of Taras Shevchenko National University of Kyiv, Kyiv), LW (Institute of Ecology of the Carpathians, NAS of Ukraine, Lviv), UU (Uzhhorod National University, Uzhhorod), MSUD (I.I. Mechnykov National University of Odessa, Odessa) and CHER (Yuriy Fedkovych Chernivtsi National University, Chernivtsi) were studied. It has to be noticed that specimens of *L. europaeus* have not been found in or reported from KWU, LWKS, YALT, ASCN, LBE, SIBS, CSAU, SIMF, PHEO, DSU, ZAU, KRW, KRWI, MELIT, LUM, and LUU.

The following herbaria were visited by the authors of the present article, and all specimens of *Loranthus* from Ukraine available in these herbaria were physically examined: KW, KWHA, and CHER.

We also received digital images of and/or information on available specimens from some other herbaria; that information was provided by their staff or other colleagues (see Acknowledgments), in particular: KWHU, LW, MSUD, and UU.

In the list of localities below we cite (1) herbarium specimens (the specimens physically studied in herbaria are marked with "!" following the herbarium acronym); (2) digital images of herbarium specimens provided from some herbaria (accompanied by the word "image"); (3) reliable publications (with relevant references given); (4) original observations of the authors of the present article, and (5) personal communications ("pers. comm.") of colleagues.

Herbarium acronyms are given following *Index Herbariorum* (Thiers, 2008–onward) and, if necessary,

*Index Herbariorum Ucrainicum* (Shiyan, 2011). Specimens from the herbaria of the neighboring countries (e.g., Poland, Czech Republic, Slovakia) have not been studied. We hope that they will be analyzed in our further studies.

### The survey areas

The field study areas directly surveyed by the authors included: Chernivtsi Region (Hertsayivs'ky and Kelmenets'ky districts), Zakarpattia (Transcarpathian) Region (Rakhivs'kyi district) and Khmelnyts'kyi Region (Kamianets-Podils'ky district) of Ukraine. Ca. 8 localities were attended during route and area surveys.

### Mapping

The distribution range of *L. europaeus* is presented on a map according to the subdivision of Ukraine into administrative regions (in Ukrainian, singular: *oblast*, *область*) and districts (*rayon*, *район*). Chorological data (herbarium specimens, literature data and original observations) are presented here as a list of localities (alphabetically arranged within administrative units).

## Results and Discussion

### Morphological characteristics and biological peculiarities of *Loranthus europaeus* related to its hemiparasitism, distribution and dispersal

The occurrence of this deciduous mistletoe on host stems and/or branches can be diagnosed from the distance as it forms spherical tufts (clutches) ca. 60–80 cm in diameter, scattered on the host branches and/or stems (Fig. 1; Fig. 2, A, B, C).

Fusiform malformations are present at sites of the old aerial exophyte (outer part) entry on host terminal branches (Fig. 2, B (arrow), F). *Loranthus europaeus* is green from early spring to late autumn (Fig. 2, A, B, E, G), then it loses leaves (Fig. 2, C, F) and bears yellow berries in winter (Fig. 2, D, O).

Fragile dark brown aerial shoots of *L. europaeus* have sympodial pseudodichotomous branching, are 1.0–5.0 cm in diameter near the base, narrowing at younger branches (Fig. 2, E, G) (Morozyuk, 1987; Kubát, 1997).

Flowering in Ukraine occurs in May–August, fruits ripen in November and persist during winter (Morozyuk, 1987). The seeds covered with sticky viscin ("bird glue") (Fig. 2, L, M, N) are dispersed by birds, such as the common blackbird (*Turdus merula* L.), mistletoe thrush (*T. viscivorus* L.), and jay [*Garrulus glandarius* (L.)]

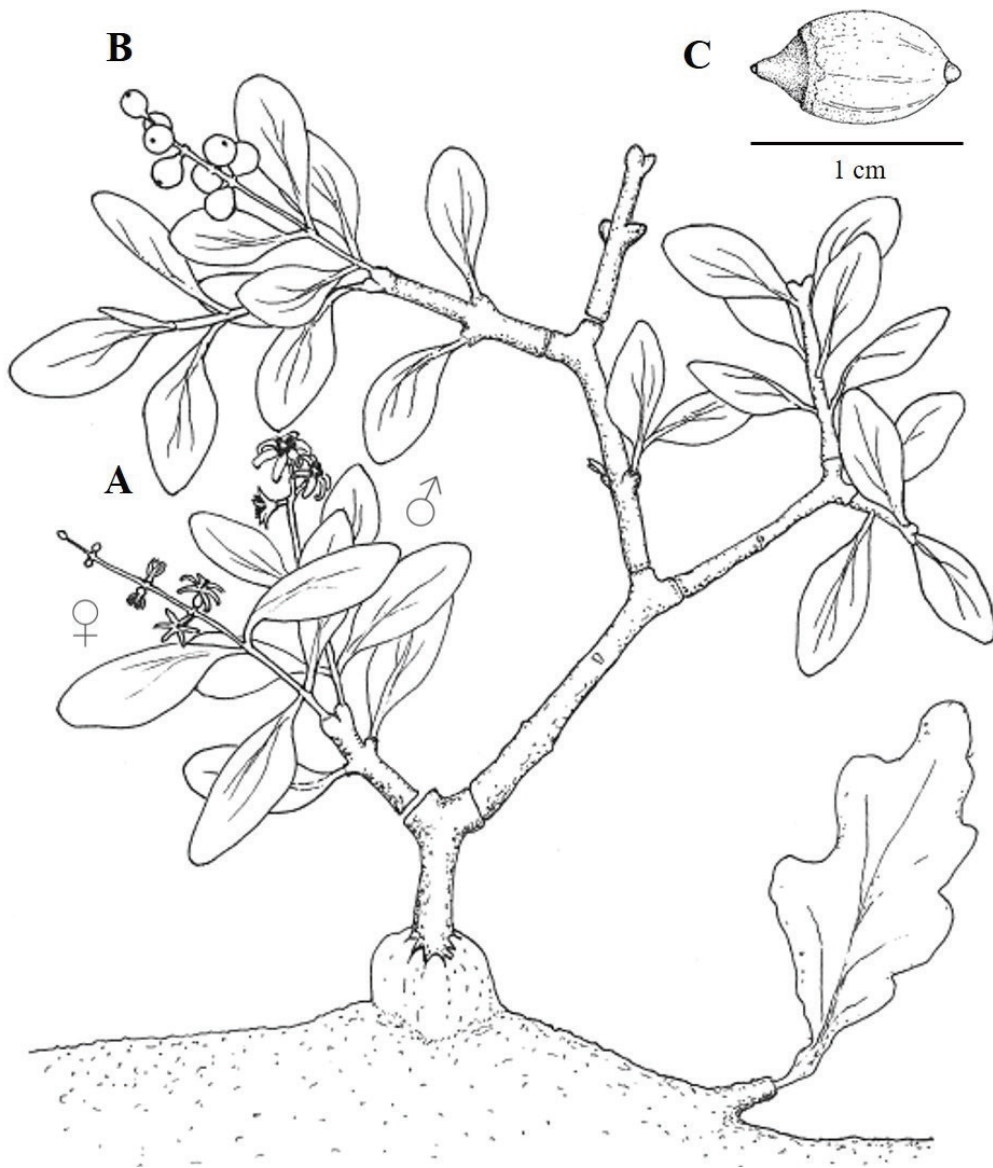


Fig. 1. An exophyte of hemiparasitic *Loranthus europaeus* on its primary host (*Quercus* sp.). A: staminate (♂) and pistillate (♀) flowers; B: fruits; C: seed. Graphical drawings by Kateřina Janošikova.

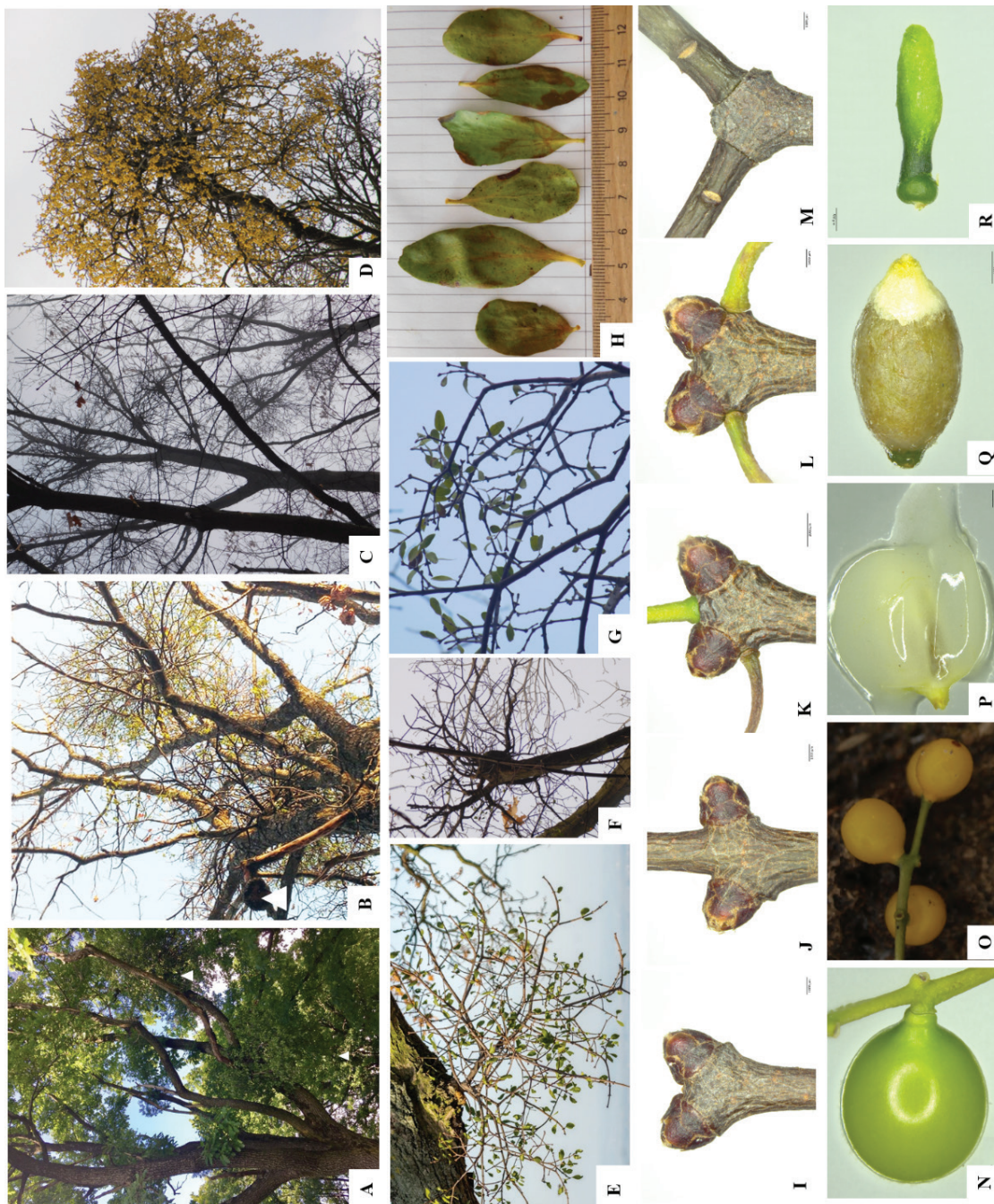


Fig. 2. Morphology of the exophyte of *L. europaeus*: mature hemiparasite on *Quercus robur* (A, B) and *Quercus rubra* (C) in different seasons (exophytes marked with white arrows); D: hemiparasite bearing mature berries; E: aerial exophyte (outer part); F: fusiform malformations on host terminal branches; G: branches with leaves; H: polymorphic leaves (November); I: apical (terminal) buds; J: intermediate (intercalary) buds; K: terminal bud with pedicel (top) and petiole (left); L: terminal bud with two petioles (left and right); M: pseudodichotomically branched terminal branch; N: immature fruit on pedicel; O: mature fruits on pedicel; P: fruit with sticky viscum released; Q: viscum-free globose seed; R: maturing embryo. Scale bars (I–R): 2 cm.



Fig.3. Distribution map of *Loranthus europaeus* in Ukraine. Designations: ● – authors' observations during 2005–2019; ○ – observations from personal communications; ■ – data from the literature and herbarium specimens; □ – unconfirmed data

within the European range of *L. europaeus* (Cramp, Perrins, 1994).

#### Patterns of distribution of *Loranthus europaeus* in Ukraine

In the continental part of Ukraine *L. europaeus* occurs at the northeastern boarder of its range in Eastern Europe mostly in natural oak forests in Western and Central-Western Ukraine (Fig. 3). As compared to the continental climate of the most of Ukraine, in southwestern part it is milder, with snowy winters and average temperatures below freezing and higher precipitation during warm season (Peel et al., 2007).

List of localities:

**Chernivtsi Region.** Hertsayivs'ky District: near Kulykivka village, silviculture, on *Quercus rubra*, 14.09.2013, 09.06.2014, O. Volutsa (CHER!); near Kulykivka village, on *Q. rubra* and *Q. robur*, 08.11.18, O. Volutsa (CHER!); Hlybots'kyi District: "Im Walde bei Terescheni auf Eichen" [in forest near Tarashany on

oaks] (Herbich, 1853); "In Walde zwischen Tarescheny und Oprishcheny parasitisch auf Eichen" [in forest between Tarashany and Oprisheny parasites on oaks] (Herbich, 1859); Dubivtsi (Herbich) [now Oprisheny] (Bordzilovskiy, Lonachevskiy, 1952); Oprişeni, Prevorochie [Oprysheny and Pryvoroky villages] (Țopa, 1936); between Tarashany and Valya Kuzmina villages, oak-beech forest along the old route, on *Q. robur*, 09.03.19, O. Volutsa, K. Korzhan (CHER!); [Note: this locality should be considered as one site, since this population parasitized hosts in the same forest, along which are the villages mentioned above are located. Moreover, this population, observed by us in 2019, might be the one recorded by Herbich in 1853 and 1859]; Kelmenets'ky District: near Hrushivtsi village, Kelmenetske forestry, on *Q. petraea*, 21.05.2005, O. Volutsa, A. Tokaryuk, T. Nykyrsa T. (CHER!) [now Khotyns'ky National Park]; Ivanivtsi village, *Carpinus–Quercus* forest, on *Q. robur*, 18.11.2018, O. Volutsa (CHER!); Sokyrians'ky District: Lomacin-Pietrosul

[Lomachyntsi village], 29.04.1935, E. Tsopa (CHER!); "Pietrosul" Lomaceneț jud. Hotin (Topa, 1936); slopes of the Dnister Reservoir near Lomachyntsi village, 10.06.1985, [I. Kh.] Udra (KW009260!); Khotyns'ky National Park, forest near Korman' village, 15.04.2012, D. Svyrydiuk (48°34'9.22" N 27°10'33.01" E, pers. comm.); Khotyns'ky National Park, between Kulyshivka and Korman villages, Romankivets'ke forestry, oak forest on the slope of the Dnister River, parasitic on *Q. petraea*, 11.08.2014, V. Budzhak, I. Chorney, A. Tokaryuk (CHER!).

**Zakarpattia Region.** Berehiv'sky District: Berehy village, in oak forest on *Q. robur*, 19.05.1947, [?] Sladkevich, (KWAH!); in oak forest near Kvasove village, parasitizing *Q. robur*, 17.06.1948, F. Gryn (KW!); Kvasove (F. Gryn) (Bordzilovskiy, Lonachevskiy, 1952); near Berehove and Velyka Bakchta, [05.06.1951], I. Sydorenko, S. Fodor (UU); Berehove, in forest Atak (F. Gryn) (Bordzilovskiy, Lonachevskiy, 1952); Volcanic Carpathians, Golden Mountain in Berehove city environs, SE slope, 16.08.1965, V. I. Chopyk (KW!); near Dobrosillya (=Bene) village, above the Borzhava River, 24.07.1985, I. Kh. Udra (KW!); Mukachev'sky District: near Verchniy Koropets village, 20.05.1952, I. Sydorenko (UU, image); Mukachevo city environs, near monastery, 06.09.1972, O. M. Dubovyk (KW!); near Mukachevo city, Lovachka Mt., (48°27'34.7" N 22°42'00.7" E), 11.07.2018, V. Loya (UU, pers. comm.); Rakhiv'sky District: oak forests, suburbs of Velykyy Bychkiv, Transcarpathia, 06.02.2016, R. Gleb (pers. comm., image); oak forests of *Q. robur* and *Q. petraea*, Svydovets Ridges, 500–600 m a.s.l. (47°58'28.32" N 24°2'21.42" E), 05.11.2018, R. Gleb (pers. comm., image); Uzhhorod'sky District: near Onokyvtsi village (circa 48°40'05.2" N 22°20'03.7" N), 07.06.1946, [?] Pavlova, ID 058614 (LW, image); near Onokyvtsi village, *Q. sessiliflora* (*Q. petraea*) forest, 07.06.1946, [?] Pavlova (KW!); Onokivtsi village environs, 11.09.1950, S. Fodor (UU, image); Onokyvtsi (Pavlova) (Bordzilovskiy, Lonachevskiy, 1952); Uzhhorod city, oak forest, 15.06.1951, I. Sydorenko, S. Fodor (UU, image); near Kholmets' (Helmech) village, 28.06.1956, [?] Iliganets', S. Fodor (UU, image).

**Khmelnys'kyi Region.** *Quercus–Carpinus* forest, natural and planted *Q. petraea* oak forests, Podils'ky Tovtry National Nature Park (Novosad, Krytska, Lyubinska, 2009). Chemervets'kyi District: Cherche village, Sadova Tovtra, 23.07.1963, 18.10.1967, 10.09.1968, I.I. Moroz (KWAH!); Dunaivtsi District (Lyubinska, Yuhlichek, 2017): Gorchychna (Lapchynskiy) [now

Girchychna]; Syvorogy (Makovetskyi) (Bordzilovskiy, Lonachevskiy, 1952); between Syvorohy and Kuzhelevo villages (Schmalhausen) (Schmalhausen, 1886; Bordzilovskiy, Lonachevskiy, 1952); Minkovtsy [?] Podolie [?] de Nouo-Vuschitsa dans le bois [in the forest] de Kovtonne sur un vieux chêne [on old oak tree], pl[ante] parasite, pl[ante] rare, 14.08.1881, [V.V.] Montresor (KW!) [between Mynkivtsi village and Nova Ushitsya]; (Schmalhausen, 1886; Bordzilovskiy, Lonachevskiy, 1952); on old oak trees near Minkovtsy and Otrokova villages (Montresor, 1886); near Nova Ushitsya by postal road to Yampil (Montresor, 1886); Minkovets'ke forestry, on oaks, 25.06.1985, [I. Kh.] Udra (KW! KW 009259); Kamianets-Podil'sky District (Lyubinska, Yuhlichek, 2017): between Demshyn and Kytayhorod villages near mouth of the Ternava River (Makovetskyi) (Bordzilovskiy, Lonachevskiy, 1952); near Nygyn village, on oaks, at Tovry, 22.07.1935, Ol. Sokolovsky, V. Schidlovsky (KWHU!); "Cykiv'sky" landscape protected area (Kovalchuk, 2017); Podil'sky Tovtry National Nature Park, near Vyhvatnivtsi village, 25.01.2018, D. Svyrydiuk, pers. comm. (48°40'05.2" N 26°51'47.0" E); Novovushitsky District: slopes of the Dnister Reservoir near Rudkovtsy village [0]6.06.1985, [I. Kh.] Udra (KW! KW009258).

**Vynnytsya Region.** Haysynskiy, Lypovetskyi, Bratslavskiy Districts (Balkovsky) (Bordzilovskiy, Lonachevskiy, 1952); Mohyliv-Podil'skyi (Vilchynskiy) (Bordzilovskiy, Lonachevskiy, 1952); Murovano-kurylivets'ky District: Vyscheolchadayiv village, Vysche-Olchadayivska sugarmill, at oaks at the edge of a forest, Mohyliv'ska Ring Road, 30.09.1926, N.O. Verner, M. Bilozor (KW!); Nemyriv'sky District, Bratslav city, "...distributed exclusively...in our forests..." (Zhuravl, 1929); Sharhorodsky District: Kropyvna (Rogowitsch) (Bordzilovskiy, Lonachevskiy, 1952); Derebchyn (Vilchynskiy) (Bordzilovskiy, Lonachevskiy, 1952); Yampil's'kyi District: Bezvodne village, 21.06.1969, D.S. Ivashin, I.I. Moroz (KWAH!).

**Kyiv Region.** Kagarlyts'ky District: Lipovets village. "3361. Kiev, pr. Lipowez", 10.08.1857, Rogowitsch [Rogovich]. Herb. Ed. Lindemann (MSUD, image); "Kyiv Lipovetsky uyezd near Zabory farm in Ometyn'skyi forest" [Киев. Липов. у. около хутора Заборы в Ометинском лес] (Schmalhausen, 1886).

**Kyiv Region (unconfirmed).** Kyiv environs, "...very rare...on *Quercus robur* L. branches..." (Stankov, Taliyev, 1949; Atlas Florae Europaeae, 1976).

**Crimea (unconfirmed).** "...on *Fagaceae*..." (Beylin, 1986; Moroz, 1987; Golubev, 1996).

According to Fodor (1974), this hemiparasitic species resides mainly in the Transcarpathian Lowland, Foothills and the lower forest belt. Probably localities in Ukraine are in the northeastern border of the range of *L. europaeus* in Europe, and its distribution is limited by climatic factors.

Zawadzki in his *Enumeratio plantarum Galiciae et Bucovinae* (Zawadzki, 1835) reported *L. europaeus* as parasitizing oaks near Lviv ("Auf Eichen um Lemberg"), though this record has not been confirmed later (Bordzilovskiy, Lonachevskiy, 1952), or probably the species has already disappeared in that locality. Thus, the first reliable and confirmed record of *L. europaeus* in Ukraine was published by Herbach in his *Stirpes rariores Bucovinae...* (Herbach, 1853), where the species was reported "Im Walde bei Terescheni auf Eichen" (Hlybots'kyi District, Chernivtsi Region). In his later overview of the flora of Bukovina, Herbach (1859) confirmed the locality of *L. europaeus* mentioned in his previous publication: "Im Walde zwischen Terescheny und Oprischeny parasitisch auf Eichen". Moreover, in his book on plants of Galicia (Galychyna) and Bukovina *Ueber die Verbreitung in Galizien und der Bukovina wildwachsenden Pflanzen* Herbach (1861) summarized the data on plant species composition in this region, referring to his earlier works as well as to works of other botanists, including the publication of Zavadzki, who reported *L. europaeus* from Lviv (see above).

In turn, the first known records of *L. europaeus* in Ukraine were reported by V.V. Montresor, who collected it on 14 August, 1881 in Podillya (Latinized as Podolia) near Nova Ushitsya (see the cited specimen above). Montresor (1886: 59) reported *Loranthus europaeus* only for the current Khmelnyts'kyi Region as "Growing on old oaks near Mynkovets and Otrokova villages of Nova Ushitsya county (*uyezd* – *uezd*); near Nova Ushitsya by a postal road to Yampil city. August. Flowers yellow-greenish, fruits yellowish. The plant is parasitic [the archaic word "чужеедное" was used in the original Russian text], rarely occurring" (translated from Russian: Montresor, 1886). It is noteworthy that the hemiparasite persisted in the same area for more than 100 years, since it was recorded there also in 1985. In Murovanokurylivets'ky District, at Vysche-Olchadayivska sugar mill of Vyscheolchadayiv village, *L. europaeus* parasitized oaks at the edge of a forest near Mohyliv'ska ring road, what was observed on 30 September 1926 by N.O. Verner and M. Bilozor. The easternmost confirmed locality of *L. europaeus* in Ukraine and in Eastern Europe in general is in a "pure"

(monodominant) oak forest near Bezvodne village (Vinnytsya Region, Yampils'kyi District), where the species was found on 21 June 1969.

Schmalhausen (1886) provided general data on the range of *L. europaeus* and some localities in Kyiv and Khmelnyts'kyi regions: on oaks, rarely, Lipovetsky uyezd near Zabory farm in Ometyn'skyi forest near Novoushytskyi uyezd between Syvoroha and Kuzhelivka villages, Minkovtsy – in Koltun forest (Montresor!) [На дубах; редко. Киев. Липов. у. около хутора Заборы в Ометинском лесу под. Новоуш. у. между дд. Сиворога и Кужелевка! Миньковцы — в лесу Колтун (Монтрезор!).]

The early collections of *L. europaeus* in the western part of Ukraine were done by the Romanian botanist Emilian Tsopa (Țopa) in 1935 from the environs of Lomachyntsi village (Sokyrians'ky District, Chernivtsi Region); he reported it as a supposedly new species for the regional flora [of North Basarabia] (Țopa, 1936). This locality was also recorded by Udra in 1985. *Loranthus europaeus* from Chernivtsi Region is also known from the Prut-Dnister interfluvial area (Prut-Dnistrovske Mezhyrichchya) in Kelmenets'ky and Sokyrians'ky districts and in Bukovynian Cis-Carpathia (Bukovyn's'ke Prykarpattia) in Hertsayivs'ky and Hlybots'ky districts. Only 70 years after that record, a new locality of *L. europaeus* parasitizing *Q. petraea* was revealed near Hrushivtsi village (Kelmenets'ky District) in 2005 (Volutsa, Nykyrsa, Tokaryuk, CHER), then in 2012 by D. Svirydiuk near Korman' village, in 2013 in Kulykivka village (Hertsayivs'ky District) (Volutsa, CHER), and in 2014 – between Kulyshivka and Korman' villages (Sokiryans'ky District) (Budzhak, Chorney, Tokaryuk, CHER).

One of the largest surveyed populations of *L. europaeus* in Chernivtsi Oblast was revealed recently near Kulykivka village (Hertsayivs'ky District). The total area of parasitized 15–25 m-high stands of *Quercus rubra* was ca. 600 m<sup>2</sup> (150 x 50 m<sup>2</sup>) located at the northern slopes (30–40° steepness). Besides *Q. rubra*, the forest comprised other trees and shrubs, such as *Q. robur*, *Carpinus betulus*, *Acer platanoides* L., *Fagus sylvatica* L., *Populus tremula* L., and *Cerasus avium* (L.) Moench (*Prunus avium* (L.) L.). It should be noted that one of exophytes of *L. europaeus* was 1.5–2 m in diameter, and many residual parasitic stems on the swollen host branches were revealed. However, only one parasitized tree of *Q. robur* with a low rate of infestation by *L. europaeus* was found in this locality, as compared with *Q. rubra*; though, at the plain part of that hill three

more trees of *Q. robur* resided at the edge of a mixed *Quercus–Fagus* forest, having several *L. europaeus* exophytes on the upper thirds of trees. Thus, a tree 18 m tall and 30 cm in diameter had three yellow mistletoe exophytes, while the other two trees, being 15–18 m tall and 25–28 cm in diameter, had only one exophyte each.

A new site was revealed recently near Ivanivtsi village (Kelmenets'ky District, Chernivtsi Region) on 18 November 2018, where *L. europaeus* parasitized *Q. robur* trees (25–30-m tall and 50–100 cm in diameter) forming the first layer of a *Carpinus – Quercus* forest with the admixture of young *Carpinus* trees at the second one located at the comparatively flat top of the hill at the outskirts of the village towards Sokyryans'ky District. This population of *L. europaeus* occupied ca. 5 ha (100 x 500 m<sup>2</sup>) of the forest with the central part with small growing trees lacking the parasite due to recent cuttings. Some exophytes reached 50–80 cm in diameter, and, additionally, had abundant maturing berries. The relative density of the infected trees was ca. one plant per 25–50 m<sup>2</sup>. Regarding the relatively rare occurrence of *L. europaeus* in Ukraine, and its residence at the northeastern borders of the Eastern European part of the species range, this hemiparasitic species is recommended to be protected at regional level in Chernivtsi Region.

It is noteworthy that *L. europaeus* has been already included to the list of rare, relict and endemic species of the Eastern Podillya Region, namely, at the Cykivs'ky landscape protected area, Khmelnyts'kyi Region (Lyubinska, Yuhlichek, 2017). In turn, the yellow dwarf mistletoe was revealed at Kamianets-Podil's'ky Region on oaks near Nygyn village, at Tovtry by Ol. Sokolovsky and V. Schidlovsky on 22.07.1935, also nearby, in a *Quercus–Carpinus* forest, natural and planted *Q. petraea* oak forests in Podil's'ky Tovtry National Nature Park (Novosad et al., 2009), and recently, on 25 January 2018, by D. Svyrydiuk, in the same national park. In Chemerovets'kyi District, near Cherche village this hemiparasitic species parasitizing *Q. robur* was recorded several times (23 July 1963, 18 October 1967, 10 September 1968). In Novoushitsky District I. Udra collected *L. europaeus* at slopes of the Dnister Reservoir near Rudkovtsy village on 6 June and 25 June 1985.

In the Carpathians Mountains, two adjacent *L. europaeus* populations were recorded by R. Gleb on 11 May 2018 in the oak forests (50 x 25 m<sup>2</sup>) comprised of *Q. robur* and *Q. petraea* located at one of ridges of the Sydovets' (near Velykyi Bychkiv village, Rakhivs'kyi district) at altitudes of 500–600 m a. s. l. Circa 30%

of old *Q. robur* and *Q. petraea* trees on western slopes (steepness 10–20°) were parasitized mostly in the upper part of trees, ca. 5–10 aerial shoots per a host tree. It is noteworthy that most of old oaks survived cuttings. At the edge of a *Fagus–Quercus* deciduous forest, two infected trees of *Q. robur* located at some distance from each other were revealed on the western slope (steepness 5°). Six heavily infected *Q. robur* trees bearing 8–12 aerial shoots of *L. europaeus* at upper part of the crowns were found by the edge of a 90 m-long and 10–15 m-wide woodland belt on a northwestern slope (steepness 5°). Moreover, at the eastern slope (steepness 5–10°) at the edge of the oak forest, one *Q. robur* tree was parasitized by 5–10 *L. europaeus* individuals. In turn, on the western slope (steepness 5°) 8–10 hemiparasites were recorded on the upper part of *Q. robur* and *Q. petraea* tree crowns (8 trees in total). Furthermore, the largest *L. europaeus* samples (more than 50 cm in diameter), 8–12 individuals per a host tree, were observed on four *Q. robur* trees growing at the edge of *Fagus–Quercus* forest on western slope (steepness 5°).

In the Carpathian Biosphere Reserve, Chorna Hora Botanical Reserve (Vynohradivs'kyi district, near Vynohradiv city), *L. europaeus* was recorded in *Q. robur* and *Q. petraea* oak forests mixed with *Fagus* by R. Gleb on 25 February 2016. This population of the parasite resided at northern slopes (steepness 5–25°) at 230 m a.s.l., and circa 30% of the hosts were bearing *L. europaeus* aerial shoots. It is worth mentioning that approximately 50% of oaks were concomitantly infected by a transverse cancer accompanied by the massive wilting of oak trees in this locality.

The hemiparasite was also recorded at Mukachevo city environs, near the monastery, on 6 September 1972 by O.M. Dubovyk. Several individuals of a yellow mistletoe parasitized solitude *Q. robur* growing at the side of road H09 (Muckachevo-Rohatyn) in Zaluzhzhya village environs (Zakarpattia Region, Muckachevs'kyi district) on 13 November 2018. It was collected by I. I. Moroz also at Berehivs'ky District at Berehy village, on 9 May 1947, on *Q. robur* by F. Gryn in an oak forest near Kvasove village on 17 June 1948, and by I. Sydorenko and S. Fodor in Berehove and Velyka Bakchta environs on 5 June 1951. The species occurs also in Volcanic Carpathians, namely at southeastern slopes of the Golden Mountain near Berehove city, where it was recorded at 16 August 1965 by V. I. Chopyk, and later, on 24 July 1985 at Dobrosillya (=Bene) village environs above the Borzhava River, 24 July 1985, found by I.Kh. Udra.



## Unconfirmed and/or erroneous records

*Loranthus europaeus* from Vinnytsya Region (Nemyrivskiy District, Bratslav city) was mentioned in the *Flora of Tul'tsinshyna* by Zhuravl (1929); however, no herbarium specimens were found. In Kyiv Region, the species was recorded on 10 August 1857 by A.S. [P.S.] Rogovych [Rogowicz] in Kagarlyts'ky District, Lipovets village, and the corresponding specimen is deposited at MSUD (personal collection of E.E. Lindemann), mentioned by Stankov and Taliev (1949) and later in the *Atlas Florae Europaeae* (1976): "...on *Quercus robur* branches – very rare, recorded for Kyiv environs. Hemi-parasite". Finally, the most challenging task still remains to confirm the observations from the Crimean Peninsula on *Fagaceae* mentioned by Morozyuk (1987) and Golubev (1996).

Generally, our data indicate that native (autochthonous) deciduous species of oaks are primary hosts for *L. europaeus* in Ukraine. Forty years ago the area of oak forests in Ukraine embraced 26% of the total forest cover in Ukraine (Shelyag-Sosonko, 1974), but now they declined due to several anthropic and natural factors. Species of *Quercus* often host both *L. europaeus* and *Viscum album* L. in the western regions of the country.

It is evident that this mistletoe species is not expected to become a noxious pest causing considerable damage to the Ukrainian forests, unlike *Viscum album*. Moreover, in Khmelnyts'kyi Region *L. europaeus* is even included in the list of regionally rare species (Kovalchuk, 2017). Following the Second Addendum to the Decision of the 5<sup>th</sup> Session of the Council of Khmelnyts'kyi Region (Oblastna Rada) of 20 December 2006, No. 18-5/2006, *L. europaeus* is present in the "List of species recommended for special protection in Khmelnyts'kyi Region" (see Andriyenko, Peregrym, 2012).

## Conclusions

The geographic distribution range of the aerial hemiparasitic plant species *Loranthus europaeus* in Ukraine is confined to the southwestern regions of the country. In total, this species was reported from ca. 30 localities in Ukraine, though the records from Kyiv Region and Crimea remain unconfirmed. *Loranthus europaeus* parasitizes *Quercus* species as its primary hosts within its range in Ukraine. Due to its hemiparasitic nature and limited distribution, *L. europaeus* is not expected to become a noxious pest; on the contrary, it is recommended to be protected in Ukraine at the regional level.

## Acknowledgments

The authors appreciate the kind help of curators and research staff of the Ukrainian herbaria: Natalia Shiyan (KW); Olexander Shynder (KWAH); Marychka Romaniv (LW); Olena Bondarenko and Tetyana Vasylyeva (MSUD), Andriy Yena (CSAU), as well as Myroslav Shevera (M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv), who analyzed specimens from UU and UHM. The National Academy of Sciences of Ukraine is acknowledged for the research grant for young scientists (Agreement # 52/18A of 16 October 2018). We thank Kateřina Janošikova (scientific illustrator, Centre for Science Communication, Palacký University in Olomouc, Olomouc, Czech Republic) for illustrations (Fig. 1), and Vlasta Loya (M.M. Gryshko National Botanical Garden, Kyiv, Ukraine), Karol Rydlo (Zal Letov Simulátory, Olomouc, Czech Republic), Dmytro Svyrydiuk (Podilski Tovtry National Nature Park, Ukraine), and Mykyta Peregrym (Eszterházy Károly Egeyten, Eger, Hungary) for digital images of *L. europaeus*. Microscopy images (Fig. 2, 1–R) were obtained using AXIO ZOOM 16 (Carl Zeiss, Germany) light microscope in the Centre of the Region Haná for Biotechnological and Agricultural Research, Faculty of Science, Palacký University (Olomouc, Czech Republic). We are grateful to Prof. Sergei L. Mosyakin (M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv) for his valuable taxonomic suggestions, various corrections, and editorial improvement of the language of the manuscript.

## REFERENCES

- Andriyenko T.L., Peregrym M.M. 2012. *An official list of regionally rare plants of the administrative territories of Ukraine*. Kyiv: Alterpress, 146 pp. [Андрієнко Т.Л., Перегрим М.М. 2012. *Офіційні переліки регіонально рідкісних рослин адміністративних територій України*. Київ: Альтерпрес, 146 с.]. Available at: [http://www.botany.kiev.ua/doc/of\\_reg\\_sp.pdf](http://www.botany.kiev.ua/doc/of_reg_sp.pdf)
- Atlas Florae Europaeae. 1976. *Distribution of vascular plants in Europe: Salicaceae to Balanophoraceae*, vol. 3. Eds J. Jalas, J. Suominen, Helsinki, 128 pp.
- Aukema J.E. 2003. Vectors, viscin, and Viscaceae: mistletoes as parasites, mutualists, and resources. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 1(4): 212–219.
- Bordzilovskiy Ye.I., Lonachevskiy O.O., 1952. *Loranthaceae*. In: *Flora URSS*, vol. 4. Ed. M.I. Kotov. Kyiv: Vydavnytstvo AN Ukrainkoï RSR, pp. 170–176. [Бордзіловський Є.І., Лоначевський О.О. 1952. *Loranthaceae*. *Флора УРСР*, т. 4. Ред. М.І. Котов. Київ: Видавництво АН Української РСР, с. 170–176.]
- Beylin Y.N. 1986. Parasitism and epiphytology (on an example of parasitic angiosperms), Moscow: Nauka, 352 pp. [Бейлин И.Г. 1986. Паразитизм и эпифитология (на примере паразитов высших растений). Москва: Наука, 352 с.]
- Chopyk V.I., Bortnyak M.M., Pogrebennyk V.P., Kucheryava L.F., Nechytaylo V.A., Lubchenko V.M., Shvtsyk V.L. 1998. *Konspekt flory Serednoho*

- Prydniprova. Sudynni roslyny*, Kyiv: Phytosociocenter, 140 pp. [Чопик В.І., Бортняк М.М., Войтюк Ю.О., Погребенник В.П., Кучерява Л.Ф., Нечитайло В.А., Любченко В.М., Шевчик В.Л. 1998. *Конспект флори Середнього Придніпров'я. Судинні рослини*, Київ: Фіто-соціоцентр, 140 с.]
- Cramp S., Perrins C.M. 1994. The birds of the Western Palearctic. Crows to finches. In: *Handbook of the birds of Europe, the Middle East, and North Africa*. vol. 8, United Kingdom: Oxford University Press, 956 pp.
- Eliás P. 1985. *K výskytu imelovcovitých (Loranthaceae) na Slovensku. Zprávy České botanické společnosti*, 20: 128–132.
- Fodor S.S. 1974. *Flora of Transcarpathia*. Lviv: Vyshcha shkola, 208 pp. [Фодор С.С. *Флора Закарпаття*. 1974. Львів: Вища школа, 208 с.]
- Glatzel G. 1983. Mineral nutrition and water relations of hemiparasitic mistletoes: a question of partitioning. Experiments with *Loranthus europaeus* on *Quercus petraea* and *Quercus robur*. *Oecologia*, 56 (2–3): 193–201. <https://doi.org/10.1007/BF00379691>
- Glatzel G., Geils B.W. 2008. Mistletoe ecophysiology: host–parasite interactions. *Botany*, 87(1): 10 – 15.
- Glatzel G., Richter H., Devkota M.P., Amico G., Lee S., Lin R., Grabner M., Barlow B.A. 2016. Foliar habit in mistletoe–host associations. *Botany*, 95(3): 219–229. <http://dx.doi.org/10.1139/cjb-2016-0238>
- Golubev V. N. 1996. *Biological flora of the Crimea*. Yalta, Nikitsky Bot. Garden. 126 pp. [Голубев В. Н. 1996. *Биологическая флора Крыма*. Ялта: НБС-НИЦ, 126 с.]
- Grazi V. G., Urech K. 1985. Hyperparasitismus von *Viscum album* auf *Loranthus europaeus* als mögliches Bekämpfungsmittel gegen die Eichenmistelplage. *Beitrag zur Biologie der Pflanzen*, 60: 467–474.
- Grimsson F., Grimm G. W., Zetter R. 2018. Evolution of pollen morphology in Loranthaceae. *Grana*, 57(1–2): 16–116. <http://dx.doi.org/10.1080/00173134.2016.1261939>
- Herbaria of Ukraine. Index Herbariorum Ucrainicum*. 2011. Ed. N.M. Shiyani. Kyiv: Alterpress, 442 pp. [Гербарії України. *Index Herbariorum Ucrainicum*. 2011. Ред.-укл. Н.М. Шиян. Київ: Альтерпрес, с. 442].
- Herbich F. 1853. *Stirpes rariores Bucovinae, oder die seltenen Pflanzen der Bucovina*. Stanislawow: Gedruckt bei Johann Paul Piller, 65 pp.
- Herbich F. 1859. *Flora der Bukowina*. Leipzig: Verlag von V. Folckmar, vi + 460 pp.
- Herbich F. 1861. Ueber die Verbreitung in Galizien und der Bukowina wildwachsenden Pflanzen. *Verhandlungen der Kaiserlich-Königlichen Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien*: 33–70.
- Kogelnik M. 2002. *Ohmeljevke (Loranthaceae) in omelovke (Viscaceae) v Sloveniji*. Diplomsko delo. Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za biologijo, 130 pp.
- Krüssmann G. 1977. *Handbuch der Laubgehölze*. Band II. Berlin und Hamburg: Verlag Paul Parey, 66 pp.
- Kubát K. 1997. *Loranthaceae*. In: *Květena České republiky*. vol. 5, Ed. B. Slavík. Praha: Academia, pp. 467–468.
- Kuijt J. 2015. *Santalales*. In: *The Families and Genera of Vascular Plants*, vol. 12. Ed. K. Kubitzki. Heidelberg; New York; Dordrecht; London: Springer, pp. 2–189. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-09296-6>
- Kumbasli M., Keten A., Beskardes V., Makineci E., Özdemir E., Yilmaz E., Zengin H., Sevgi O., Yilmaz H.C., Caliskan S. 2011. Hosts and distribution of yellow mistletoe (*Loranthus europaeus* Jacq. (Loranthaceae)) on Northern Strandjas Oak Forests-Turkey. *Scientific Research and Essays*, 6(14): 2970–2975. <https://doi.org/10.5897/SRE10.1178>
- Lyubinska L.H., Yuhlichek L.S. 2017. *Flora Khmelnychchynu*. Khmelnytskyi: Polihrafist, 240 pp. [Любінська Л.Г., Юглічек Л.С. 2017. *Флора Хмельницьчини*. Хмельницький: Поліграфіст, 240 с.]
- Margl H.D., Mayer H. 1981. Waldbauliche Untersuchungen über den Befall der Eichen durch die Eichenmistel (*Loranthus europaeus*) im Weinviertel, Wien. *Allgemeine Forstzeitung*, 92(5): 178–180.
- Marynych O., Parkhomenko H., Petrenko O., Shyshchenko P. 2003. Improved scheme of physical-geographical classification of districts of Ukraine. *Ukrainian Geographical Journal*, 1: 16–21. [Маринич О.М., Пархоменко Г.О., Петренко О.М., Шищенко П.Г. 2003. Удосконалена схема фізико-географічного районування України. *Український географічний журнал*, 1: 16–21].
- Mathiasen R.L., Nickrent D.L., Shaw D.C., Watson D.M. 2008. Mistletoes: pathology, systematics, ecology, and management. *Plant Disease*, 92(7): 988–1006. <https://doi.org/10.1094/PDIS-92-7-0988>
- Matula R., Svátek M., Pálková M., Volařík D., Vrška T. 2015. Mistletoe infection in an oak forest is influenced by competition and host size. *PLoS One*, 10(5): p.e0127055. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0127055>
- Montresor V.V. 1886. Obozrenye rasteniy, vkhodyashchikh v sostav flory guberniy Kievskogo uchebnogo okruga: Kievskoy, Podolskoy, Volynskoy, Chernigovskoy i Poltavskoy. *Zapiski Kievskogo obshchestva estestvoispytateley*, 8(1): 59. [Монтрезор В.В. 1886. Обзорение растений, входящих в состав флоры губерний Киевского учебного округа: Киевской, Подольской, Волынской, Черниговской и Полтавской [Часть 1]. *Записки Киевского общества естествоиспытателей*, 8(1): 1–144].
- Morozuk S.S. 1987. *Loranthaceae*. In: *Opredelitel vysshikh rasteniy Ukrainy*. Ed. Yu.N. Prokudin et al. Kiev: Naukova Dumka, pp. 242–243. [Морозук С.С. 1987. *Loranthaceae*. *Определитель высших растений Украины*. Ред. Прокудин Ю.Н. и др., Киев: Наукова думка, с. 242–243].
- Nickrent D.L., Malécot V., Vidal-Russell R., Der J.P. 2010. A revised classification of *Santalales*. *Taxon* 59(2): 538–558.
- Novosad V.V., Krytska L.I., Lyubinska L.G. 2009. *Fitobiota natsionalnogo pryrodного parku "Podilski Tovtry"*. *Sudynni roslyny*. Kyiv: Fiton. 292 pp. [Новосад В.В., Крицька Л.І., Любінська Л.Г. 2009. *Фітобіота національного природного парку "Подільські Товтри"*. *Судинні рослини*. Київ: Фітон, 292 с.]

- Peel M.C., Finlayson B.L., McMahon T.A. 2007. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences Discussions*, 4(2): 439–473. <https://doi.org/10.1127/0941-2948/2006/0130>
- Saraj B.S., Kiadaliri H., Akhavan R., Kafaki S.B. 2015. Spatial variation and dispersion pattern of European yellow mistletoe (*Loranthus europaeus*) affected forests in Zagros area, a case study of Ilam forests. *Iranian Journal of Forest and Range Protection Research*, 12(2): Pe94-Pe106 ref.35
- Schmalhausen I.F. 1886. *Flora of South-Western Russia, or Governorates of Kiev, Volhynia, Podolia, Poltava, Chernigov, and adjacent territories*. Kiev: O.V. Kulzhenko Publ., xlviii + 783 pp. [Шмальгаузен И.Ф. 1886. *Флора Юго-Западной России, т.е. губерний: Киевской, Волынской, Подольской, Полтавской, Черниговской и смежных местностей*. Киев: О.В. Кульженко, xlviii + 783 pp.]
- Shavvon R.S., Mehrvarz S.S., Golmohammadi N. 2012. Evidence from micromorphology and gross morphology of the genus *Loranthus* (*Loranthaceae*) in Iran. *Turkish Journal of Botany*, 36: 655–666.
- Shelyag-Sosonko Yu.R. 1974. *The forests of common oak formation at Ukraine and their evolution*. Kyiv, Naukova Dumka, 240 pp. [Шеляг-Сосонко Ю.Р. 1974. *Ліси формації дуба звичайного на території України та їх еволюція*. Київ: Наук. думка, 240 с.]
- Stankov S.S., Taliev V.I. 1949. *Identification manual of higher plants of the European part of the USSR*. Moscow: Sovetskaya Nauka, 1152 pp. [Станков С.С., Талиев В.И. 1949. *Определитель высших растений Европейской части СССР*. Москва: Советская наука, 1152 с.]
- Thiers B. 2008–onward. *Index Herbariorum*. A Global Directory of Public Herbaria and Associated Staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. Available at: <http://sweetgum.nybg.org/ih/> (Accessed 8 November 2018).
- Țopa E. 1936. Fragmente floristiche din Bucovina și Basarabia de Nord. *Buletinul Grădinii Botanice și al Muzeului Botanic dela Universitatea din Cluj*, 1–4: 209–218.
- Tübeuf K.F. von. 1923. *Monographie der Mistel*. München; Berlin: R. Oldenbourg, xii + 832 pp. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.15456>
- Uotila P. 2011–onward. *Loranthaceae*. In: *Euro+Med Plantbase – the information resource for Euro-Mediterranean plant diversity*. Available at: <http://ww2.bgbm.org/EuroPlusMed/PTaxonDetail.asp?NameId=25267&PTRefFk=7300000>
- Watson D.M. 2001. Mistletoe – a keystone resource in forests and woodlands worldwide. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 32 (1): 219–249. <https://doi.org/10/1146/annurev.ecolsys.32.081501.114024>
- Yena A.V. 2012. *Spontaneous flora of the Crimean Peninsula*. Simferopol: N. Orianda. 232 pp. [Ена А.В. 2012. *Природная флора Крымского полуострова*. Симферополь: Н. Орианда, 232 с.]
- Zawadski A. 1835. *Enumeratio plantarum Galiciae & Bucowinae, oder die in Galizien und der Bukowina wildwachsenden Pflanzen mit genauer Angabe ihrer Standorte*. Breslau: W.G. Korn, xxiv + 200 pp.
- Zebec M., Idžojić M. 2006. Hosts and distribution of yellow mistletoe, *Loranthus europaeus* Jacq. in Croatia. *Hladnikia*, 2(19): 41–46.
- Zervas A., Petersen G., Seberg O. 2019. Mitochondrial genome evolution in parasitic plants. *BMC Evolutionary Biology*, 19(87): 1–14. <https://doi.org/10.1186/s12862-019-1401-8>
- Zhuravl K.S. 1929. *Tulchynshchyna (krayeznavchyi zbirnyk)*. *Tsykl 1-yi. Pryroda Tulchynshchynu*. Tulchyn, 35 pp. [Журавль К.С. 1929. *Тутьчинщина (краєзнавчий збірник)*. *Цикл 1-ий. Природа Тутьчинщини*. Тутьчин, 35 с.]

Recommended for publication by G.V. Boiko

## Участь *Ceratocarpus arenarius* (*Chenopodiaceae*) у пізньольдовикових та голоценових палінофлорах рівнинної частини України

Людмила Г. БЕЗУСЬКО, Зоя М. ЦИМБАЛЮК, Сергій Л. МОСЯКІН, Людмила М. НИЦЕНКО

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України  
вул. Терещенківська 2, Київ 01004, Україна  
[lgbezusko24@gmail.com](mailto:lgbezusko24@gmail.com)  
[palynology@ukr.net](mailto:palynology@ukr.net)

Bezusko L.G., Tsybalyuk Z.M., Mosyakin S.L., Nitsenko L.M. 2019. **Participation of *Ceratocarpus arenarius* (*Chenopodiaceae*) in the Late Glacial and Holocene palynofloras of the plain part of Ukraine.** *Ukrainian Botanical Journal*, 76(5): 418–426.

M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine  
2 Tereshchenkivska Str., Kyiv 01004, Ukraine

**Abstract.** Results of our analysis and generalization of paleofloristic (paleopalynological) data on the participation of pollen grains of *Ceratocarpus arenarius* (*Chenopodiaceae*) in 18 palynofloras of deposits of the last climatic phases of the Late Glacial (Allerød, Late/Younger Dryas) and the Holocene of the Forest, Forest-Steppe, and Steppe zones of Ukraine are presented. For the first time the spatiotemporal patterns of occurrence of *C. arenarius* in the plain part of Ukraine are reconstructed. It has been established that in the Allerød and the Younger Dryas, participation of this species in the plant cover was determined mainly by various natural factors. In the Holocene, changes in the distribution patterns of *C. arenarius* occurred under the influence of both natural and anthropogenic factors. The obtained paleofloristic material shows that the influence of the latter factors on the changes in the composition of the vegetation is registered starting with the Middle Holocene, and it significantly increases during the Late Holocene. At this time, the boundaries of the natural (native, not influenced by human activities) range of *C. arenarius* in the plain part of Ukraine are difficult to outline. In most cases the species participates in the formation of plant communities of synanthropic vegetation, mainly in the southern part of Ukraine. Diagnostic characters of pollen grains of *C. arenarius* are discussed and specified. The following characters are recommended for using in practical paleopalynology: dimensions of pollen grains and pores, number of pores, distance between pore margins, exine texture and thickness, and distinctness of columella. The characters that distinguish pollen grains of *C. arenarius* from pollen of *Krascheninnikovia ceratoides* (belonging to the same tribe) are reported, as well as their shared characters.

**Keywords:** Allerød, *Ceratocarpus*, Holocene, paleofloristics, pollen morphology, Ukraine, Younger Dryas

Submitted 24 June 2019 Published 31 October 2019

Безусько Л.Г., Цимбалюк З.М., Мосякін С.Л., Ниценко Л.М. 2019. **Участь *Ceratocarpus arenarius* (*Chenopodiaceae*) у пізньольдовикових та голоценових палінофлорах рівнинної частини України.** *Український ботанічний журнал*, 76(5): 418–426.

**Реферат.** Представлені результати аналізу та узагальнення палеофлористичних даних про участь пилоквих зерен *Ceratocarpus arenarius* (*Chenopodiaceae*) у складі 18 палінофлор відкладів останнього кліматичного ритму пізньольдовиків'я (аллеред, пізній дріас) та голоцену Лісової, Лісостепової та Степової зон України. Вперше реконструйовано просторово-часову диференціацію поширення *C. arenarius* на рівнинній частині України. Встановлено, що в аллереді та пізньому дріасі участь цього виду в складі рослинного покриву визначав переважно комплекс природних факторів. У голоцені зміни в поширенні *C. arenarius* відбувались під дією як природних, так і антропогенних факторів. Отримані палеофлористичні матеріали свідчать, що вплив останніх на перебування у складі рослинного покриву фіксується починаючи з середнього голоцену і суттєво збільшується впродовж пізнього голоцену. У цей час межі природного ареалу *C. arenarius* на рівнинній частині України визначити досить важко. У більшості випадків вид бере участь у формуванні рослинних угруповань синантропної рослинності. Наведені діагностичні ознаки пилку *C. arenarius*, які можна використовувати в практиці палеопалінологічних досліджень: розміри пилкового зерна та пор, кількість пор, відстань між їхніми краями, текстура, товщина екзینی та чіткість стовпчиків. Показано ознаки, за якими пилкові зерна *C. arenarius* найбільш подібні та відрізняються від пилку *Krascheninnikovia ceratoides* (виду з тієї ж триби).

**Ключові слова:** аллеред, голоцен, палеофлористика, паліноморфологія, пізній дріас, Україна, *Ceratocarpus*

## Вступ

*Ceratocarpus arenarius* L. (устели-поле піщане) належить до родини *Chenopodiaceae* Vent. з порядку *Caryophyllales* Juss. ex Bercht. & J. Presl (Mosyakin, 2013; Hernández-Ledesma et al., 2015). З філогенетичної точки зору спорідненими до *Ceratocarpus* L. є роди *Axyris* L. та *Krascheninnikovia* Guldenst., які нещодавно разом були вміщені до триби *Axyrideae* G. Kadereit & Sukhor. (= subtrib. *Axyridinae* Heklau = subtrib. *Eurotiinae* Moq., nom. illeg.) (Kadereit et al., 2010). Один з авторів (Mosyakin, 2003) також обґрунтував виділення цієї ж триби і запропонував для неї назву *Ceratocarpeae* Mosyakin (nom. inval., provis.), яка, проте, була наведена у дисертації на правах рукопису і не була валідизована.

На території України *Ceratocarpus arenarius* зростає переважно у піщаних степах, на вигонах, полях і городах Лісостепової та Степової зон і на території Криму (Пјин, 1936, 1952; Skripnik, 1987; Gusev, 1996), трапляється як у природних, так і синантропних рослинних угрупованнях. У складі синантропної флори *C. arenarius* визначений як евапофіт (вид, який частково або повністю перейшов до складу антропогенних екотопів) (Protopорова, 1991). Зазначимо, що *C. arenarius* є одним із діагностичних видів асоціації *Hordeetum murini* (союз *Bromo-Hordeion murini*), поширеної переважно на піщаних та супіщаних ущільнених субстратах на півдні правобережної частини Степової зони України (Solomakha et al., 1992).

Для України (крайній південь, зокрема Крим) крім *C. arenarius* s. str. інколи також наводився другий вид роду (відомий під назвами *C. utriculosus* Bluket ex Krylov або *C. turkestanicus* Sav.-Rucz. ex Пјин) але, на нашу думку, ці вказівки стосуються лише деяких морфотипів *C. arenarius*, які щонайбільше можуть розглядатися у внутрішньо-видовому ранзі (наприклад, як *C. arenarius* subsp. *utriculosus* (Bluket ex Krylov) Takht., або як різновид). Тут ми розглядаємо *C. arenarius* у широкому розумінні, як єдиний (але поліморфний) вид роду *Ceratocarpus* (Mosyakin, 2003; Zhu et al., 2003).

Важливою складовою підвищення ступеня обґрунтованості та суттєвої деталізації реконструкцій поетапних змін у складі рослинного покриву плейстоцену та голоцену є наявність видових визначень пилкових зерен родини *Chenopodiaceae* (Pashkevich, 1977; Monoszon, 1985;

Grichuk, 1989; Velichko et al., 1991, 1999; Bezusko et al., 1992, 2003, 2011; Bolikhovskaya, 1995; Komar, 2004; Andreeva, 2011; Shovkoplyas, Pashkevich, 2011). Ідентифікація викопного пилку представників цієї родини до видового рівня базується на використанні спеціальних паліноморфологічних розробок (Monoszon, 1973; Tsybalyuk, 2005; Tsybalyuk et al., 2005; etc.). Актуальним є також проведення досліджень із узагальнення комплексу діагностичних ознак пилкових зерен для окремих видів родини *Chenopodiaceae* (Mosyakin et al., 2017; Bezusko et al., 2018). Відмітимо, що результати ідентифікації викопного пилку *C. arenarius* важливо враховувати при проведенні реконструкцій як природних, так і антропогенних змін рослинного покриву минулого. Отримані результати сприятимуть обґрунтуванню та деталізації палеофлористичних, палеофітоценологічних і палеоекологічних реконструкцій плейстоцену та голоцену.

Метою нашої роботи було проаналізувати списки видового складу родини *Chenopodiaceae* у паліофлорах відкладів аллереду–голоцену Лісової, Лісостепової та Степової зон України; визначити паліофлори, в яких бере участь пилкок *C. arenarius*; реконструювати поширення виду в просторі та часі; узагальнити діагностичні ознаки пилкових зерен *C. arenarius*, які є важливими при проведенні палеопалінологічних досліджень.

## Матеріали та методи

В роботі були виконані комплексні палеофлористичні та паліноморфологічні дослідження *C. arenarius*. Базовим методом при проведенні палеофлористичних – був спорово-пилковий аналіз. Пилкок родини *Chenopodiaceae* часто входить до складу палінологічних характеристик поверхневих проб ґрунтів Лісової (Arap, 1974, 1976), Лісостепової (Arap, 1972; Bolikhovskaya, 1981) та Степової (Zubets, 1971; Bezusko et al., 2011) зон України. Нами були проаналізовані чисельні палінологічні характеристики відкладів аллереду–голоцену рівнинної частини України (Лісова, Лісостепова, Степова зони). Встановлено, що в переважній більшості публікацій пилкові зерна *Chenopodiaceae* різними дослідниками ідентифікувались лише до родинного рівня. У складі субфосильних спорово-пилкових спектрів Правобережжя та Лівобережжя сучасної Степової зони та в палінологічних характеристиках

відкладів аллереду–голоцену рівнинної частини України пилок *Chenopodiaceae* було визначено як до родового, так і до видового рівнів (Andreeva, 2011; Bezusko et al., 2011). Ми цілеспрямовано зосередили увагу на тих палінофлорах відкладів аллереду–голоцену, в яких до видового складу *Chenopodiaceae* входив *C. arenarius* (14 фонових розрізів та чотири археологічні пам'ятники).

Основними методами при проведенні паліноморфологічних досліджень були порівняльно-морфологічний, світлова та сканувальна електронна мікроскопія. Був використаний матеріал з Національного гербарію України (гербарію Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України – KW). Акроніми наведено за *Index Herbariorum* (Thiers, 2008–onward). Для дослідження пилкових зерен під світловим мікроскопом (Biolar) матеріал обробляли за загальноприйнятим ацетолізічним методом (Erdtman, 1952). Для вивчення пилку під сканувальним електронним мікроскопом (JSM-6060 LA) матеріал фіксували у 96%-му етанолі та напилювали шаром золота за стандартною методикою. Описували пилові зерна з використанням загальноприйнятої термінології (Punt et al., 2007) з окремими модифікаціями (Tsymbalyuk, 2005). Постійні препарати пилкових зерен *C. arenarius* зберігаються у палінотеці Національного гербарію України (KW-P).

## Результати та обговорення

Нами та іншими дослідниками були опрацьовані та узагальнені отримані палінологічні характеристики поверхневих проб ґрунтів (Zubets, 1971; Arap, 1972, 1974, 1976; Bolikhovskaya, 1981; Bezusko et al., 2011) та відкладів аллереду–голоцену рівнинної частини України, які містили пилові зерна *Chenopodiaceae* (Artyushenko, 1970; Dinesman, 1977; Pashkevich, 1977, 1981; Artyushenko et al., 1982; Kremenetski, 1991, 1995; Bolikhovskaya, 1995; Gerasimenko, 1997; Velichko et al., 1999; Elovicheva, 2003; Kalinovyč et al., 2006; Andreeva, 2011; Bezusko et al., 2011; Shovkoplyas, Pashkevich, 2011; Chumak, 2012). Зазначимо, що пилок *C. arenarius* було нами ідентифіковано та включено до видового складу палінофлор відкладів аллереду–голоцену (14 фонових розрізів). Пилкові зерна *C. arenarius* також частково формували видову складову родини *Chenopodiaceae* у палінофлорах відкладів археологічних пам'яток (неоліту – Чапаївка, Кам'яна Могила; енеоліту – Роздольне, Кам'яна

Могила) (Bezusko, Kotova, 1997; Bezusko et al., 2011) та в палінофлорі з органічних решток вмісту шлунку теляти зі скіфського могильника в урочищі Перещепино (Полтавська обл.) (Bezusko, Tykhonenko, 1999).

Узагальнені палеофлористичні матеріали дозволяють реконструювати поширення *C. arenarius* у просторі та часі (таблиця).

Наявні на цей час палеофлористичні матеріали свідчать про участь *C. arenarius* у складі природних фітоценозів на території сучасних Лісової та Лісостепової (Лівобережжя) зон упродовж останнього кліматичного ритму пізньольодовиків'я (міжстадіал аллеред та стадіал пізній дріас). У цьому контексті нові дані є додатковим підтвердженням просування в північному напрямку деяких видів сучасних степової та лісостепової флор, які в пізньольодовиковий час формували перигляціальний тип рослинного покриву, або ж принаймні брали активну участь у складі тодішньої перигляціальної рослинності (Mosyakin et al., 2017; Bezusko et al., 2018). Встановлено, що *C. arenarius* траплявся у складі рослинного покриву Правобережжя Лісової зони в середньому голоцені (SB час). Вид брав участь у формуванні рослинних угруповань на території сучасної Лісової зони в пізньому голоцені (SA час). Його участь у складі рослинності зафіксована і на території Правобережжя Лісостепової зони впродовж SB та SA часів голоцену. Встановлено, що *C. arenarius* також зростав на Лівобережжі Лісостепової зони в ранньому (PB час), середньому (AT, SB часи) та пізньому (SA час) голоцені. Він брав участь у формуванні рослинних угруповань на території сучасної Степової зони в середньому голоцені (на Правобережжі – в AT та SB часи; на Лівобережжі – в AT час). Палеофлористичні матеріали досить чітко обґрунтовують наявність *C. arenarius* у складі рослинних угруповань на рівнинній частині України впродовж пізнього голоцену (SA час). Можна припустити, що на той час у більшості місцезростань цей вид входив до складу синантропних рослинних угруповань і, відповідно, належав до синантропної флори. Але загалом упродовж голоцену межі природного ареалу *C. arenarius* в Україні визначити досить важко саме через його імовірне синантропне розселення. При обґрунтуванні участі виду в складі синантропної флори та рослинності важливо також урахувати наявність у складі викопних палінофлор інших

Таблиця. Участь пилку *Ceratocarpus arenarius* у палінофлорах відкладів аллереду–голоцену Лісової, Лісостепової та Степової зон України

Table. Participation of pollen of *Ceratocarpus arenarius* in palynofloras of the Allerød–Holocene deposits of the Forest, Forest-Steppe, and Steppe zones of Ukraine

Розріз / область	Палінофлори відкладів аллереду–голоцену						
	*SA	SB	AT	BO	PB	DR–3	AL
<b>Лісова зона, Правобережжя</b>							
Дорошів / Львівська	***+	***–	–	–	–	+	+
Свердловина Б–46 / Львівська	+	–	–	–	–	–	–
Звенигород-Коцурівське / Львівська	+	–	–	–	–	–	–
Іква–І / Тернопільська	+	+	–	–	–	+	+
<b>Лісова зона, Лівобережжя</b>							
Романьково / Сумська	+	–	–	–	–	–	–
<b>Лісостепова зона, Правобережжя</b>							
Клопотівське / Київська	+	+	–	–	–	–	–
<b>Лісостепова зона, Лівобережжя</b>							
Чугмак / Черкаська	+	–	+	–	+	+	+
Лопаньське / Харківська	+	–	–	–	–	–	–
Комарівка / Харківська	+	+	–	–	–	–	–
Скіфський могильник (курган № 1) в урочищі Перещепино / Полтавська	+	–	–	–	–	–	–
<b>Степова зона, Правобережжя</b>							
Єланець II / Миколаївська	+	–	–	–	–	–	–
Єланець I / Миколаївська	+	–	–	–	–	–	–
Троїцьке II / Миколаївська	+	+	+	–	–	–	–
<b>Степова зона, Лівобережжя</b>							
Кардашинське II / Херсонська	+	–	–	–	–	–	–
Власиха / Херсонська	+	–	–	–	–	–	–
Роздольне / Донецька	–	–	+	–	–	–	–
Кам'яна Могила / Запорізька	–	–	+	–	–	–	–
Чапаївка / Запорізька	–	–	+	–	–	–	–

Палінофлори відкладів: \*SA – субатлантичного, SB – суббореального, AT – атлантичного, BO – бореального, PB – пребореального часів голоцену, DR–3 – пізнього дріасу, AL – аллереду; \*\* "+": участь пилкових зерен у викопних палінофлорах; \*\*\* "–": відсутність пилкових зерен у викопних палінофлорах.

Pollen floras of deposits: \*SA – Subatlantic, SB – Subboreal, AT – Atlantic, BO – Boreal, PB – Preboreal phases of the Holocene, DR–3 – Late/Younger Dryas, AL – Allerød; \*\* "+": presence of pollen grains in fossil palynofloras; \*\*\* "–": absence of pollen grains in fossil palynofloras.

індикаторних видів господарської діяльності людини. Наприклад, *C. arenarius* можна розглядати як індикатор порушення трав'яних ценозів під дією спасування, а особливо витоупування свійськими тваринами (Bezusko, Tykhonenko, 1999; Bezusko et al., 2011). Цікаво відмітити, що *C. arenarius* входить до тих видів, які часто формують флорокомплекси на штучно намитих пісках. Наприклад, у заплаві р. Десни (сучасна Лісова зона) його появі в складі флори сприяла повна трансформація болотного екотопу. Це спричинило суттєві перебудови у складі рослинного покриву, зокрема обумовило поширення видів бур'янової флори (Lukash, 2008). Проведення подальших досліджень з ідентифікації викопного пилку *C. arenarius* дозволить вносити

корективи до попередньо реконструйованої нами картини поширення цього виду в аллереді–голоцені на рівнинній частині України. Тому актуальним і перспективним є уточнення та узагальнення морфологічних ознак пилкових зерен *C. arenarius* для цілей спорово-пилкового аналізу.

Нижче наводимо детальну характеристику пилкових зерен *C. arenarius*.

**Світловий мікроскоп** (рис. 1, А–Н). Пилкові зерна 22–38-порові, сфероїдальні за формою, в обрисах округлі, по краю рівні. Діаметр 18,6–26,6 мкм. Пори чіткі, округлі, з тонкою, чіткою облямівкою. Діаметр пор 2,0–4,0 мкм. Відстань між краями пор 3,3–5,3 мкм, між центрами – 6,4–9,3 мкм. Екзина 1,3–2,7 мкм завтовшки. Стовпчики чіткі, короткі,

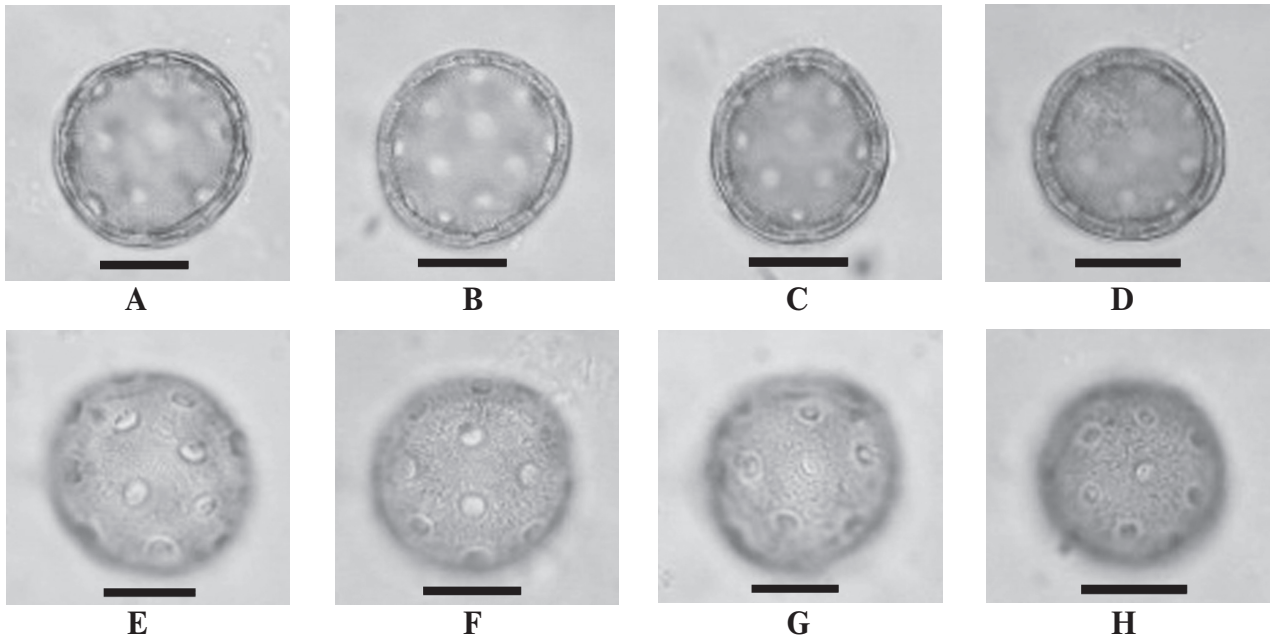


Рис. 1. Пилкові зерна *Ceratocarpus arenarius* (світловий мікроскоп). А–D: загальний вигляд; Е, F: скульптура екзини; G, H: текстура екзини та окантовка. Масштабна лінійка: 10 мкм

Fig. 1. Pollen grains of *Ceratocarpus arenarius* (light microscopy). A–D: general view; E, F: exine sculpture; G, H: exine texture and border. Scale bars: 10  $\mu\text{m}$

товсті, розташовані нерівномірно. Ендекзина тонка, чітка, рівномірно потовщена. Текстура екзини чітка, зрідка нечітка, великокрапчаста. Скульптура чітка, шипикувата.

**Сканувальний електронний мікроскоп** (рис. 2, А–D). Скульптура екзини дрібношипикувата, покрив з дрібними перфораціями. Шипики з гострою верхівкою, розташовані щільно, більш-менш рівномірно. Пори переважно з піднятою мембраною, зрідка із зануреною. Порові мембрани з ектезиновими частинками, на яких розміщені дрібні шипики, в кількості 8–17, деякі зливаються, розташовані нерівномірно.

**Досліджені зразки:** 1. Одеська обл., Ізмаїльський р-н, с. Озерне, лесові схили на оз. Ялпуг, 28.VI 1972. Л.І. Крицька (KW). 2. Крымская обл., Феодосийский р-н. По дороге от биостанции до г. Святой (Карадаг). 12.VI 1978. Я.П. Дидух (KW). 3. м. Чигирин на Київщині [тепер Черкаська обл.]. Гора. 23.VII 1923. Д. Зеров (KW). 4. Ворошиловградская [тепер Луганська] обл., Меловской р-н, заповідник "Стрелецкая степь", распаханная граница заповідника. 25.VIII 1951.

3. Сарычева (KW). 5. Сталінська округа [тепер Донецька обл.], с. Бешево [тепер Старобешеве]. 6.VII 1930. Зібр. П. Оксіюк, визн. В. Хржановський (KW).

Нами узагальнені морфологічні ознаки пилкових зерен *C. arenarius*, які можна використовувати для їхньої ідентифікації при проведенні спорово-пилкового аналізу: розміри зерна та пор, кількість пор, відстань між їхніми краями, текстура і товщина екзини та чіткість стовпчиків. За цими ознаками пилкові зерна *C. arenarius* досить добре відрізняються від пилку інших представників родини *Chenopodiaceae* (Mosyakin, Tsybalyuk, 2002, 2004; Tsybalyuk et al., 2005; Mosyakin et al., 2017; Lu et al., 2018). За діаметром пор, чіткістю облямівки, текстурою та товщиною екзини пилкові зерна *C. arenarius* подібні до пилку *Krascheninnikovia ceratoides* (L.) Gueldenst., але водночас і відрізняються за деякими іншими ознаками. Зокрема, пилкові зерна *C. arenarius* мають дещо менші розміри, меншу кількість пор і більшу відстань між краями та центрами пор, а також чіткіші стовпчики екзини.



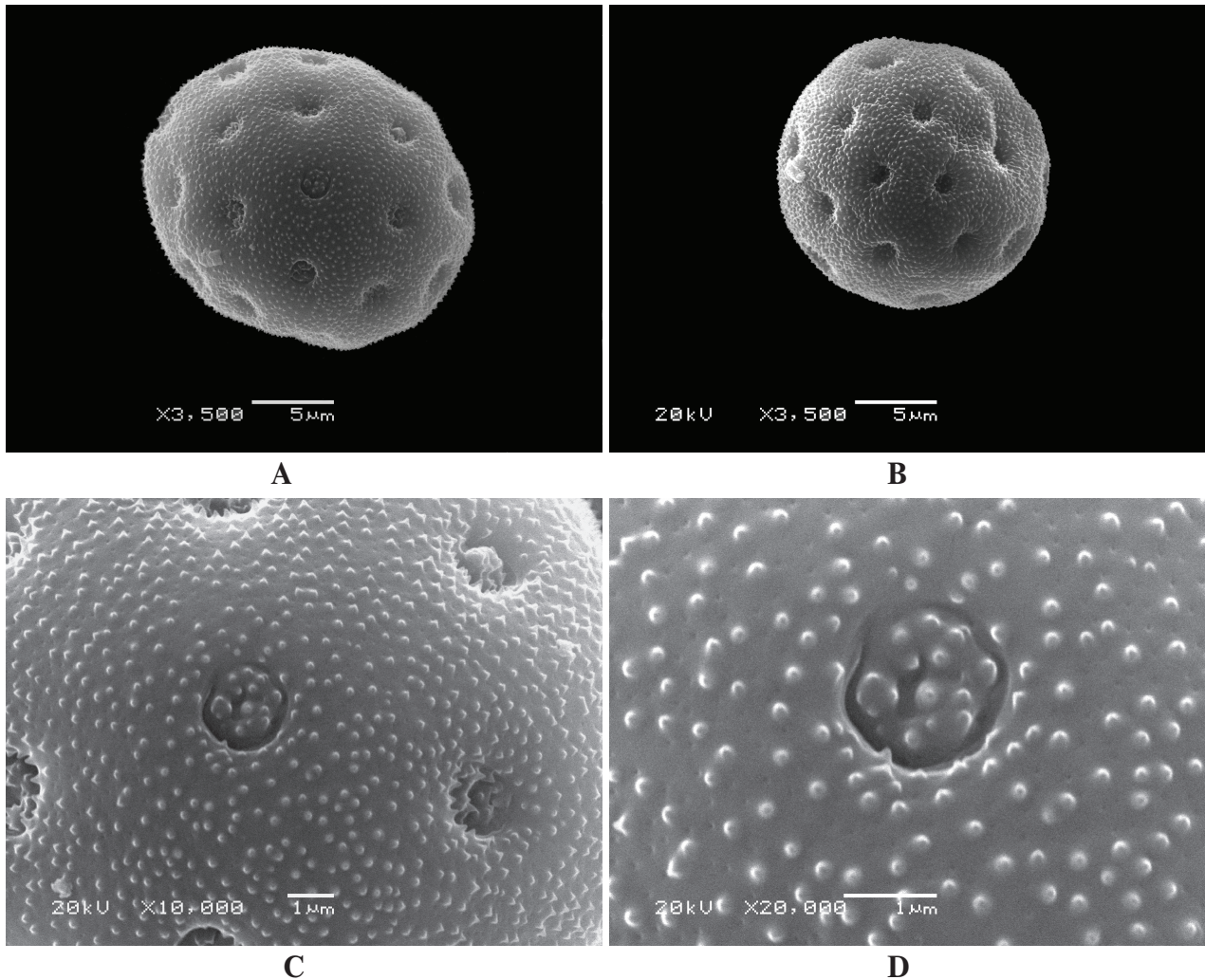


Рис. 2. Пилкові зерна *Ceratocarpus arenarius* (сканувальний електронний мікроскоп). А, В: загальний вигляд; С: скульптура екзини; D: пора

Fig. 2. Pollen grains of *Ceratocarpus arenarius* (scanning electron microscopy). A, B: general view; C: exine sculpture; D: pore

## Висновки

Уперше за результатами палеофлористичних досліджень обґрунтовані основні тенденції в поширенні *C. arenarius* на рівнинній частині України впродовж аллереду–голоцену. Встановлено, що вид брав участь у складі перигляціальної рослинності на території сучасних Лісової та Лісостепової (Лівобережжя) зон в аллереді та пізньому дріасі. З розпадом перигляціального комплексу придатні місцезростання *C. arenarius* скорочуються або й зовсім зникають зі складу природної рослинності на території Лівобережжя Лісостепової зони впродовж першої половини

раннього (РВ час) голоцену. Узагальнені палеофлористичні дані дозволили дійти висновку, що поширення *C. arenarius* на рівнинній частині України впродовж аллереду–голоцену визначали як природні, так і антропогенні фактори. Поступове зростання ролі останніх факторів у середньому (АТ, СВ часи) та пізньому (СА час) голоцені свідчить про те, що ймовірно у більшості випадків *C. arenarius* брав участь у формуванні синантропних рослинних угруповань. Узагальнено комплекс кількісних та якісних діагностичних ознак пилкових зерен *C. arenarius*, які доводять перспективність їхнього використання при видовій ідентифікації викопного пилку.

## СПИСОК ПОСИЛАНЬ

- Andreeva O.O. 2011. In: *Problemy sovremennoy palinologii: materialy XIII Rossiyskoy palinologicheskoy konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem*, vol. 2. Syktyvkar, pp. 13–18. [Андреева О.О. 2011. Голоценовая палинофлора северной части Подолья (Украина). В сб.: *Проблемы современной палинологии: материалы XIII Российской палинологической конференции с международным участием (Сыктывкар, Республика Коми, 5–8 сентября 2011 г.)*, т. 2. Сыктывкар, с. 13–18].
- Arap R.Ya. 1972. *Ukrainian Botanical Journal*, 29(4): 506–513. [Арап Р.Я. 1972. Палинологічні дослідження поверхневих шарів ґрунту лісостепової частини УРСР. *Український ботанічний журнал*, 29(4): 506–513].
- Arap R.Ya. 1974. *Ukrainian Botanical Journal*, 31(1): 493–498. [Арап Р.Я. 1974. Співвідношення рецентних спорово-пилкових спектрів і складу рослинного покриву Волинського Полісся. *Український ботанічний журнал*, 31(1): 493–498].
- Arap R.Ya. 1976. Palinologicheskie issledovaniya poverkhnostnykh sloev pochvy Ukrainского Polesya. In: *Palinologicheskie issledovaniya osadochnykh otlozheniy Ukrainy i smezhnykh territoriy*. Kiev: Naukova Dumka, pp. 11–16. [Арап Р.Я. 1976. Палинологические исследования поверхностных слоев почвы Украинского Полесья. В кн.: *Палинологические исследования осадочных отложений Украины и смежных территорий*. Киев: Наукова думка, с. 11–16].
- Artyushenko A.T. 1970. *Rastitelnost Lesostepi i Stepi Ukrainy v chetvertichnom periode (po dannym sporovo-pyltsevoogo analiza)*. Kiev: Naukova Dumka, 176 pp. [Артюшенко А.Т. 1970. *Растительность Лесостепи и Степи Украины в четвертичном периоде (по данным спорово-пыльцевого анализа)*. Киев: Наукова думка, 176 с.].
- Artyushenko A.T., Arap R.Ya., Bezusko L.G. 1982. *Istoriya rastitelnosti zapadnykh oblastey Ukrainy v chetvertichnom periode*. Kiev: Naukova Dumka, 136 pp. [Артюшенко А.Т., Арап Р.Я., Безусько Л.Г. 1982. *История растительности западных областей Украины в четвертичном периоде*. Киев: Наукова думка, 136 с.].
- Bezusko L.G., Kostylev A.V., Shelyag-Sosonko Yu.R. 1992. *Botanicheskiy Zhurnal*, 77(11): 67–71. [Безусько Л.Г., Костылев А.В., Шеляг-Сосонко Ю.Р. 1992. Маревые степной зоны Украины в голоцене. *Ботанический журнал*, 77(11): 67–71].
- Bezusko L.G., Kotova N.S. 1997. Kultura lineyno-lentochnoy keramiki na Ukraine i ee prirodnoe okruzhenie. In: *Arkheologiya i etnologiya Vostochnoy Evropy*. Odessa: OGU, pp. 140–153. [Безусько Л.Г., Котова Н.С. 1997. Культура линейно-ленточной керамики на Украине и ее природное окружение. В кн.: *Археология и этнология Восточной Европы*. Одесса: Изд-во ОГУ, с. 140–153].
- Bezusko L.G., Mosyakin S.L., Bezusko A.G. 2011. *Zakonomirnosti ta tendentsii rozvytku roslynnoho pokryvu Ukrainy u piznomu pleystotseni ta holotseni. (Patterns and trends of development of the plant cover of Ukraine in the Late Pleistocene and Holocene)*. Kyiv: Alterpress, 448 pp. [Безусько Л.Г., Мосякін С.Л., Безусько А.Г. 2011. *Закономірності та тенденції розвитку рослинного покриву України у пізньому плейстоцені та голоцені*. Київ: Альтерпрес, 448 с.].
- Bezusko L.G., Mosyakin S.L., Tsymbalyuk Z.M. 2003. *Naukovi zapysky NaUKMA. Pryrodnychi nauky*, 22(3): 392–395. [Безусько Л.Г., Мосякін С.Л., Цимбалюк З.М. 2003. Пилок родини *Chenopodiaceae* Vent. – індикатор природних та антропогенних змін рослинного покриву України в голоцені. *Наукові записки НаУКМА. Природничі науки*, 22(3): 392–395].
- Bezusko T.V., Tykhonenko Yu.Ya. 1999. *Ukrainian Botanical Journal*, 56(6): 600–605. [Безусько Т.В., Тихоненко Ю.Я. 1999. Реконструкція флори та рослинності за матеріалами розкопок скіфського могильника (урочище Перещепино, Полтавська область). *Український ботанічний журнал*, 56(6): 600–605].
- Bezusko L.G., Tsymbalyuk Z.M., Mosyakin S.L. 2018. *Visnyk of Lviv University. Series Biology*, 77: 39–46. [Безусько Л.Г., Цимбалюк З.М., Мосякін С.Л. 2018. Поширення *Kochia prostrata* (*Chenopodiaceae*) на рівнинній частині України впродовж пізнього дріасу–голоцену: палеофлористичний та палиноморфологічний аспекти. *Вісник Львівського університету. Серія біологічна*, 77: 39–46].
- Bolikhovskaya N.S. 1981. Rastitelnost i klimat Srednego Pridnestrovyia v pozdnem pleystotsene. Rezultaty palinologicheskogo analiza otlozheniy Kishlyanskogo Yara. In: *Ketrosoy. Musterskaya stoyanka na Srednem Dnestre*. Moscow: Nauka, pp. 103–124. [Болиховская Н.С. 1981. Растительность и климат Среднего Приднестровья в позднем плейстоцене. Результаты палинологического анализа отложений Кишлянского Яра. В кн.: *Кетросы. Мустерская стоянка на Среднем Днестре*. Москва: Наука, с. 103–124].
- Bolikhovskaya N.S. 1995. *Evolutsiya lessovo-pochvennoy formatsii Severnoy Evrazii*. Moscow: Izd-vo Mosk. univ., 270 pp. [Болиховская Н.С. 1995. *Эволюция лессово-почвенной формации Северной Евразии*. Москва: Изд-во Моск. ун-та, 270 с.].
- Chumak N.M. 2012. In: *Evolutsiya ta antropohenizatsiya landshaftiv peredhirs'kykh i hirs'kykh terytoriy: materialy mizhnarodnoi naukovoï konferentsii*, pp. 27–28. [Чумак Н.М. 2012. До динаміки рослинного покриву Прикарпаття у пізньольодовиків'ї та голоцені (за даними палинологічного вивчення торфовища Підлужжя). В зб.: *Еволюція та антропогенізація ландшафтів передгірських і гірських територій: матеріали міжнародної наукової конференції (Чернівці, 31 травня–2 червня 2012 р.)*, с. 27–28].
- Dinesman L.G. 1977. *Biogeotsenozu stepyev v golotsene*. Moscow: Nauka, 160 pp. [Динесман Л.Г. 1977. *Биогеоценозы степей в голоцене*. Москва: Наука, 160 с.].
- Elovicheva Ya.K. 2003. *Opornye razrezy pleystotsena Ukrainy i ikh korrelyatsiya s territoriey Belarusi*. Minsk, 103 pp. (Dep. v BelISA. Mynsk, 16.06.2003, № D2346). (manuscript). [Еловичева Я.К. 2003. *Опорные разрезы плейстоцена Украины и их корреляция с территорией Беларуси*. Минск, 103 с. (Деп. в БелИСА. Минск, 16.06.2003, № D2346). (рукопис)].
- Erdtman G. 1952. *Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms*. Stockholm: Almqvist & Wiksell, 539 pp.

- Gerasimenko N.P. 1997. *Arkheologicheskiy almanakh (Donetsk)*, 6: 3–64. [Герасименко Н.П. 1997. Природная среда обитания человека на юго-востоке Украины в позднеледниковье и голоцене (по материалам палеогеографического изучения археологических памятников). *Археологический альманах (Донецк)*, 6: 3–64].
- Grichuk V.P. 1989. *Istoriya flory i rastitelnosti Russkoy ravniny v pleystotsene*. Moscow: Nauka, 183 pp. [Гричук В.П. 1989. *История флоры и растительности Русской равнины в плейстоцене*. Москва: Наука, 183 с.].
- Gusev Yu.D. 1996. *Ceratocarpus*. In: *Flora Europae Orientalis*, vol. 9. Ed. N.N. Tzvelev. St. Petersburg: Mir i Semya-95, pp. 74–92. [Гусев Ю.Д. 1996. *Ceratocarpus*. В кн.: *Флора Восточной Европы*, т. 9. Ред. Н.Н. Цвелев. СПб: Мир и Семья-95, с. 74–92].
- Hernández-Ledesma P., Berendsohn W.G., Borsch T., Von Mering S., Akhani H., Arias S., Castañeda-Noa I., Eggli U., Eriksson R., Flores-Olvera H., Fuentes-Bazán S., Kadereit G., Klak C., Korotkova N., Nyffeler R., Ocampo G., Ochoterena H., Oxelman B., Rabeler R.K., Sanchez A., Schlumpberger B.O., Uotila P. 2015. A taxonomic backbone for the global synthesis of species diversity in the angiosperm order *Caryophyllales*. *Willdenowia*, 45(3): 281–383. <https://doi.org/10.3372/wi.45.45301>
- Ijijn M.M. 1936. *Chenopodiaceae*. In: *Flora URSS*, vol. 6. Ed. V.L. Komarov. Moscow; Leningrad: Editio Acad. Sci. URSS, pp. 2–354. [Ильин М.М. 1936. *Chenopodiaceae*. В кн.: *Флора СССР*, т. 6. Ред. В.Л. Комаров. Москва; Ленинград: Изд-во АН СССР, с. 2–354].
- Ijijn M.M. 1952. *Chenopodiaceae*. In: *Flora URSS*, vol. 4. Ed. M.I. Kotov. Kyiv: Vyd-vo Ukr. RSR Acad. Sci., pp. 267–313. [Ильин М.М. 1952. *Chenopodiaceae*. В кн.: *Флора Української РСР*, т. 4. Ред. М.І. Котов. Київ: Вид-во АН УРСР, с. 267–313].
- Kadereit G., Mavrodiev E.V., Zacharias E.H., Sukhorukov A.P. 2010. Molecular phylogeny of *Atripliceae* (*Chenopodioideae*, *Chenopodiaceae*): Implications for systematics, biogeography, flower and fruit evolution, and the origin of  $C_4$  photosynthesis. *American Journal of Botany*, 97(10): 1664–1687. <https://doi.org/10.3732/ajb.1000169>
- Kalinovyč N., Budek A., Starkel L. 2006. Peat-bog in the Bystrycia River valley near Ozerne. In: *Environment and man at the Carpathian foreland in the upper Dnister catchment from Neolithic to early Mediaeval period*. Krakow, pp. 44–51.
- Komar M.S. 2004. Palinologicheskaya kharakteristika ranneneopleystotsenovykh otlozheniy opornogo razreza URZUF (Donetskaya obl.). In: *Problemi stratigrafii fanerozoju Ukraini*. Kyiv, pp. 234–235. [Комар М.С. 2004. Палинологическая характеристика раннеоплейстоценовых отложений опорного разреза УРЗУФ (Донецкая обл.). В кн.: *Проблеми стратиграфії фанерозою України*. Київ, с. 234–235].
- Kremenetski C.V. 1991. *Paleoekologiya drevneyshikh zemledeltsev i skotovodov Russkoy ravniny*. Moscow: Nauka, 193 pp. [Кременецкий К.В. 1991. *Палеоэкология древнейших земледельцев и скотоводов Русской равнины*. Москва: Наука, 193 с.].
- Kremenetski C.V. 1995. Holocene vegetation and climate history of southwestern Ukraine. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 85: 289–301.
- Lu K.-Q., Li M., Wang G.-H., Xu L.-S., Ferguson D.K., Trivedi A., Xuan J., Feng Y., Li J.-F., Xie G., Yao Y.-F., Wang Y.-F. 2018. New pollen classification of *Chenopodiaceae* for exploring and tracing desert vegetation evolution in eastern arid central Asia. *Journal of Systematics and Evolution*, 57(2): 190–199. <https://doi.org/10.1111/jse.12462>
- Lukash O.V. 2008. *Ukrainian Botanical Journal*, 65(6): 863–870. [Лукаш О.В. 2008. Флоро комплекс штучно намитих пісків у заплаві р. Десни: формування і сучасний стан. *Український ботанічний журнал*, 65(6): 863–870].
- Monoszon M.Kh. 1973. *Opredelitel pylytsy vidov semeystva marevykh (posobie po sporovo-pylitsevomui analizu)*. Moscow: Nauka, 94 pp. [Монозон М.Х. 1973. *Определитель пыльцы видов семейства маревых (пособие по спорово-пыльцевому анализу)*. Москва: Наука, 94 с.].
- Monoszon M.Kh. 1985. Flora marevykh v pleystotsenovykh otlozheniyakh Evropeyskoy territorii SSSR. In: *Palinologiya chetvertichnogo perioda*. Moscow: Nauka, pp. 25–44. [Монозон М.Х. 1985. Флора маревых в плейстоценовых отложениях Европейской территории СССР. В кн.: *Палинология четвертичного периода*. Москва: Наука, с. 25–44].
- Mosyakin S.L. 2003. Taxonomy, phytogeography and genesis of the family *Chenopodiaceae* Vent.: Dr. Sci. Diss. Kyiv, M.G. Kholodny Institute of Botany NAS of Ukraine, 525 pp. (manuscript). [Мосякін С.Л. 2003. Систематика, фітогеографія та генезис родини *Chenopodiaceae* Vent.: дис. ... д-ра біол. наук: спец. 03.00.05 "Ботаніка". Київ, Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, 525 с. (рукопис)].
- Mosyakin S.L. 2013. *Ukrainian Botanical Journal*, 70(3): 289–307. [Мосякін С.Л. 2013. Родини і порядки квіткових рослин флори України: прагматична класифікація та положення у філогенетичній системі. *Український ботанічний журнал*, 70(3): 289–307]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj70.03.289>
- Mosyakin S.L., Bezusko L.G., Tsybalyuk Z.M. 2017. In: *Aktualnye problemy sovremennoy palinologii: materialy XIV Vserossiyskoy palinologicheskoy konferentsii*. Moscow, pp. 202–205. [Мосякин С.Л., Безусько Л.Г., Цымбалюк З.Н. 2017. Степные виды в палинофлорах отложений позднего дриаса—голоцена равнинной части Украины. В сб.: *Актуальные проблемы современной палинологии: материалы XIV Всероссийской палинологической конференции. Географический факультет МГУ*. Москва, с. 202–205].
- Mosyakin S.L., Tsybalyuk Z.M. 2002. *Ukrainian Botanical Journal*, 59(2): 159–163. [Мосякін С.Л., Цымбалюк З.М. 2002. Новый тип пилку у родини *Chenopodiaceae* Vent. *Український ботанічний журнал*, 59(2): 159–163].
- Mosyakin S.L., Tsybalyuk Z.M. 2004. *Ukrainian Botanical Journal*, 61(6): 3–13. [Мосякін С.Л., Цымбалюк З.М. 2004. Паліноморфологічні особливості роду *Dyspha-*

- nia R. Br. emend. Mosyakin & Clemants (*Chenopodiaceae* Vent.). *Український ботанічний журнал*, 61(6): 3–13].
- Pashkevich G.A. 1977. Palinologicheskoe issledovanie razreza stojanki Korman IV. In: *Mnogosloynaya paleoliticheskaya stojanka Korman IV*. Moscow: Nauka, pp. 105–111. [Пашкевич Г.А. 1977. Палинологическое исследование разреза стоянки Кормань IV. В кн.: *Многослойная палеолитическая стоянка Кормань IV*. Москва: Наука, с. 105–111].
- Pashkevich G.A. 1981. Dinamika rastitelnogo pokrova Severo-Zapadnogo Prichernomor'ya v golotsene, ego izmeneniya pod vliyaniem cheloveka. In: *Antropogennyye faktory v istorii razvitiya sovremennykh ekosistem*. Moscow: Nauka, pp. 74–86. [Пашкевич Г.А. 1981. Динамика растительного покрова Северо-Западного Причерноморья в голоцене, его изменения под влиянием человека. В кн.: *Антропогенные факторы в истории развития современных экосистем*. Москва: Наука, с. 74–86].
- Protoporova V.V. 1991. *Sinantropnaya flora Ukrainy i puti ee razvitiya*. Kiev: Naukova Dumka, 204 pp. [Протопопова В.В. 1991. *Синантропная флора Украины и пути ее развития*. Киев: Наукова думка, 204 с.].
- Punt W., Hoen P.P., Blackmore S., Nilsson S., Le Thomas A. 2007. Glossary of pollen and spore terminology. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 143: 1–81. <http://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2006.06.008>
- Shovkoplyas I.H., Pashkevich G.O. 2011. Dobranichivska stojanka. In: *Kam'yana doba Ukrainy*, vup. 14. Kyiv: Shlyakh, pp. 15–19. [Шовкопляс І.Г., Пашкевич Г.О. 2011. Добранічівська стоянка. В кн.: *Кам'яна доба України*, вип. 14. Київ: Шлях, с. 15–19].
- Skripnik N.P. 1987. *Chenopodiaceae*. In: *Opredelitel vysshikh rasteniy Ukrainy*. Kiev: Naukova Dumka, pp. 84–93. [Скрипник Н.П. 1987. *Chenopodiaceae*. В кн.: *Определитель высших растений Украины*. Киев: Наукова думка, с. 84–93].
- Solomakha V.A., Kostylov O.V., Shelyah-Sosonko Yu.R. 1992. *Synantropna roslynnist Ukrainy*. Kyiv: Naukova Dumka, 252 pp. [Соломаха В.А., Костильов О.В., Шеляг-Сосонко Ю.Р. 1992. *Синантропна рослинність України*. Київ: Наукова думка, 252 с.].
- Thiers B. 2008–onward. *Index Herbariorum*. A global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. Available at: <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/> (Accessed 03 January 2019).
- Tsybalyuk Z.M. 2005. Pollen morphology of representatives of the family *Chenopodiaceae* Vent. (for taxonomy and spore-pollen analysis): Cand. Sci. Diss. Kyiv, M.G. Kholodny Institute of Botany NAS of Ukraine, 320 pp. (manuscript). [Цимбалюк З.М. 2005. Палиноморфологія представників родини *Chenopodiaceae* Vent. (для цілей систематики й спорово-пилкового аналізу): дис. ... канд. біол. наук: спец. 03.00.05 "Ботаніка". Київ, Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, 320 с. (рукопис)].
- Tsybalyuk Z.M., Mosyakin S.L., Bezusko L.G. 2005. *Naukovi zapysky NaUKMA. Biologiya ta ekolohiya*, 43: 19–25. [Цимбалюк З.М., Мосякін С.Л., Безусько Л.Г. 2005. Нові підходи у розробці визначника пилку лободових для цілей пилкового аналізу (таксони флори України). *Наукові записки НаУКМА. Біологія та екологія*, 43: 19–25].
- Velichko A.A., Grekhova A.V., Gribchenko Yu.N., Kurenkova E.I. 1991. *Pervobytnyi chelovek v ekstremal'nykh usloviyakh sredy. Stojanka Elisevichi*. Moscow, 192 pp. [Величко А.А., Грехова А.В., Грибченко Ю.Н., Куренкова Е.И. 1991. *Первобытный человек в экстремальных условиях среды. Стоянка Елисевици*. Москва, 192 с.].
- Velichko A.A., Gribchenko Yu.N., Kurenkova E.I., Novenko E.Yu. 1999. Geokhronologiya paleolita Vostochno-Evropeyskoy ravniny. In: *Landshaftno-klimaticheskie izmeneniya, zhivotnyi mir i chelovek v pozdnem pleystotsene i golotsene*. Moscow: Izd-vo RAN, pp. 19–50. [Величко А.А., Грибченко Ю.Н., Куренкова Е.И., Новенко Е.Ю. 1999. Геохронология палеолита Восточно-Европейской равнины. В кн.: *Ландшафтно-климатические изменения, животный мир и человек в позднем плейстоцене и голоцене*. Москва: Изд-во РАН, с. 19–50].
- Zhu G.L., Mosyakin S.L., Clemants S.E. 2003. *Chenopodiaceae*. In: *Flora of China*, vol. 5. Eds Z.Y. Wu, P.H. Raven, D.Y. Hong. Beijing: Science Press & St. Louis: Missouri Bot. Garden Press, pp. 351–414.
- Zubets R.Ya. 1971. *Ukrainian Botanical Journal*, 28(2): 192–198. [Зубець Р.Я. 1971. Спорово-пилкові дослідження поверхневих шарів ґрунту степової частини України. *Український ботанічний журнал*, 28(2): 192–198].

Рекомендує до друку Д.В. Дубина



## Distribution and preliminary assessment of a rare fungus *Hemileccinum depilatum* (Boletales, Basidiomycota) in Ukraine

Vasyl P. HELUTA<sup>1</sup>, Boris ASSYOV<sup>2</sup>, Vera P. HAYOVA<sup>1</sup>

<sup>1</sup>M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine  
2 Tereshchenkivska Str., Kyiv 01004, Ukraine  
[vheluta@botany.kiev.ua](mailto:vheluta@botany.kiev.ua)

<sup>2</sup>Institute of Biodiversity and Ecosystem Research, Bulgarian Academy of Sciences  
2 Yurii Gagarin Str., Sofia 1113, Bulgaria  
[contact@boletales.com](mailto:contact@boletales.com)

Heluta V.P., Assyov B., Hayova V.P. 2019. **Distribution and preliminary assessment of a rare fungus *Hemileccinum depilatum* (Boletales, Basidiomycota) in Ukraine.** *Ukrainian Botanical Journal*, 76(5): 427–433.

**Abstract.** *Hemileccinum depilatum* (Boletales, Basidiomycota) is currently known from Western and Central Europe, the Mediterranean, the Balkan Peninsula, and Asia (Azerbaijan and Turkey). The fungus is rare throughout its range and is included in the Red Lists in several European countries. In Ukraine, the species is known since 2006. Formerly, *H. depilatum* was found on the South Coast of Crimea, in the Mountain Crimea, Western Forest-Steppe and the Carpathians. The species was recorded only in five localities in three regions of Ukraine: Khmelnytsky, Transcarpathian, and the Autonomous Republic of Crimea. Over the recent years, the fungus has been also reported from the following five regions: Cherkasy, Ivano-Frankivsk, Kyiv, Lviv, and Ternopil. Thus, by now the total number of the species localities increased from 5 to 14. However, the number of records grows due to additional data recently provided from field observations by amateur mycologists, rather than it can be considered as a result of an increasing population trend of the fungus. Undoubtedly, *H. depilatum* is a rarely occurring species in Ukraine and is to be protected. A preliminary assessment of the species at the national level using the IUCN criteria and categories is provided. Today, the main threat to its existence is collection of the fruit bodies by local population. Therefore, it is proposed to continue searching for new localities of the fungus and to protect those sites at least at the regional level, as well as to provide public outreach, primarily through social networks, which nowadays bring together tens of thousands of amateur mycologists in Ukraine.

**Keywords:** Boletaceae, Boletus, fungal conservation, IUCN, *Hemileccinum impolitum*, *Leccinum*, rare fungus, *Xerocomus*

Submitted 03 October 2019. Published 31 October 2019

Гелюта В.П.<sup>1</sup>, Асьов Б.<sup>2</sup>, Гайова В.П.<sup>1</sup> 2019. **Поширення в Україні та попередня оцінка рідкісного гриба *Hemileccinum depilatum* (Boletales, Basidiomycota).** *Український ботанічний журнал*, 76(5): 427–433.

<sup>1</sup>Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України  
вул. Терещенківська 2, Київ 01004, Україна

<sup>2</sup>Інститут біорізноманіття та екосистемних досліджень, Академія наук Болгарії  
вул. Юрія Гагаріна 2, Софія 1113, Болгарія

**Реферат.** *Hemileccinum depilatum* (Boletales, Basidiomycota) трапляється у Західній та Центральній Європі, Середземномор'ї, на Балканському півострові, а також в Азії (Азербайджан і Туреччина). Скрізь він є рідкісним, у ряді країн Європи внесений до природоохоронних списків. В Україні він відомий з 2006 р. Гриб знаходили на Південному березі Криму, у Гірському Криму, Західному Лісостепу та Карпатах. До цього дослідження в Україні було відомо лише п'ять його місцезнаходжень, розташованих в Автономній Республіці Крим, Закарпатській і Хмельницькій областях. Упродовж останніх років грибок був зареєстрований ще у п'яти областях – Івано-Франківській, Київській, Львівській, Тернопільській і Черкаській, а кількість відомих локалітетів виду зросла з 5 до 14. Однак це збільшення пов'язане насамперед з широким залученням до пошуків даного виду мікологів-аматорів, а не є наслідком тенденції до збільшення чисельності гриба. Отже, *H. depilatum* є рідкісним в Україні видом і потребує охорони. Здійснено попередню оцінку виду на національному рівні із застосуванням критеріїв та категорій МСОП. На сьогодні головною загрозою для його існування є збір плодівих тіл населенням. Тому пропонується продовжувати пошук нових місцезнаходжень цього рідкісного гриба, брати їх під охорону хоча б на регіональному рівні, а також здійснювати роз'яснювальну роботу з населенням, насамперед через соціальні мережі, які на сьогодні об'єднують в Україні десятки тисяч мікологів-аматорів.

**Ключові слова:** Boletaceae, Boletus, *Hemileccinum impolitum*, *Leccinum*, *Xerocomus*, МСОП, охорона грибів, рідкісний гриб

© 2019 V.P. Heluta, B. Assyov, V.P. Hayova. Published by the M.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine. This is an open access article under the terms of the Creative Commons Attribution License (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>), which permits use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited

*Hemileccinum* Šutara is one of the smallest genera of the *Boletaceae* (*Boletales*, *Basidiomycota*) currently comprising five species (<http://www.indexfungorum.org/names/Names.asp>). The genus was described by J. Šutara (2008) to include two species then placed in *Xerocomus* Quél., as *H. depilatum* (Redeuilh) Šutara and *H. impolitum* (Fr.) Šutara. Formerly they were regarded by different authors as belonging to three genera, *Boletus* L., *Leccinum* Gray, and already mentioned *Xerocomus*. However, the two species were transferred to *Hemileccinum*, once it was noticed that anatomical structure of the peripheral stipe layers in both species is of the leccinoid type (i.e. corresponding to that of *Leccinum*) (Bertault, 1980; Šutara, 2008). Therefore these species could be referred neither to *Boletus*, nor to *Xerocomus*. This conclusion was supported by molecular phylogenetic analyses; moreover, studies on phylogenetic relationships have demonstrated that both species are also rather distant from *Leccinum* (Binder, Besl, 2000; Bakker, Noordeloos, 2005). Thus, a new genus was proposed based on distinct morphology and phylogenetic data. Morphologically, the genus appears similar to *Leccinum*, but its species differ in having the yellow hymenophore, unchanging in color context, iodoform odor, and violet macrochemical reaction of the pileus surface with NH<sub>3</sub> vapour (Šutara, 2008). Furthermore, multigenous analysis of highly informative genetic markers showed a distinct phylogenetic lineage and clearly supported *Hemileccinum* as a separate genus (Wu et al., 2014).

Subsequently, based on molecular phylogenetic evidence and morphological data (Halling et al., 2015; Wu et al., 2016), other two species, the Southeast Asian *Boletus indecorus* Masee [*Corneroboletus indecorus* (Masee) N.K. Zeng & Zhu L. Yang] and the North American *B. subglabripes* Peck, were transferred to *Hemileccinum*; in addition, a new species, *H. rugosum* G. Wu & Zhu L. Yang, was described from south-western China. Thus of the currently known five species of *Hemileccinum*, only two are native to Europe, *H. depilatum* and *H. impolitum*. The latter is quite widespread, while *H. depilatum* is a rarely occurring species. It has been reported from Western and Central Europe, the Mediterranean, the Balkans (<http://e-codb.bas.bg/rdb/bg/vol1/Boldepil.html>) and Asia (Azerbaijan and Turkey) (Doğan et al., 2012; Mustafabayli, Aghayeva, 2019). Due to its rarity, the species was included in the Red Lists of fungi in several European countries. In Bulgaria, *H. depilatum* is red-listed as Endangered (EN B2ab(iii)) (Gyosheva et al.,

2006; Assyov, Denchev, 2015). In the fungal *Red List of the Czech Republic* it is categorized as Vulnerable (Holec, Beran, 2006; Šutara et al., 2009), in the *Red List of Fungi for Great Britain* – as Data Deficient (Ainsworth et al., 2013). In Poland, only two records of *H. depilatum* are known and the species is included into the "*List of Rare and Endangered Species of Fungi*" ("*Rejestr gatunków grzybów chronionych i zagrożonych*" (GREJ), [https://www.grzyby.pl/gatunki/Boletus\\_depilatus.htm#GREJ](https://www.grzyby.pl/gatunki/Boletus_depilatus.htm#GREJ)).

In Ukraine, until recently only one species of this genus was known, *H. impolitum*, a quite widespread mushroom commonly gathered in forests by local population. It has been recorded in Central Polissya, West, Right Bank and Left Bank Forest-Steppe, Left Bank Grass-Meadow and Grass Steppe, as well as Crimea (Zerova et al., 1979; Akulov, Prydiuk, 2007; Sarkina, 2018). The second species, *H. depilatum*, was found for the first time in Ukraine by I.S. Sarkina (2014a, b) in 2006 in Mys Martian Nature Reserve (South Coast of Crimea). The second and third finds of the fungus in 2008 were reported by the first author from Western Forest-Steppe (Heluta, 2012). After that, *H. depilatum* was recorded in the Mountain Crimea (Sarkina, 2014b) and the Carpathians (Berkela, Pokynchereda, 2015; Gleb, 2016). In 2016, a single fruit body collected in Central Polissya was brought by amateurs to the M.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine, for identification. Since recently, more observation data on the occurrence of this species have been provided through "Fungi of Ukraine", a social network group (<https://www.facebook.com/groups/Hryby.Ukrayiny/?ref=bookmarks>). Consequently, distribution area of the fungus in the country was expanded to include the Right Bank Forest-Steppe, as well as several new localities were added to the earlier reported regions mentioned above.

Here we provide a description and illustrations of *H. depilatum* (Fig. 1), followed by a list of all currently known localities in Ukraine and a distribution map (Fig. 2).

***Hemileccinum depilatum* (Redeuilh) Šutara**, Czech Mycol. 60(1): 55. 2008. – *Bas.*: *Boletus depilatus* Redeuilh, Bull. Soc. Mycol. France 101(4): 389. 1986 [1985]. – *Syn.*: *Leccinum depilatum* (Redeuilh) Šutara, Česká Mykol. 43(1): 4. 1989. – *Xerocomus depilatus* (Redeuilh) Manfr. Binder & Besl, Micologia 2000 (Trento): 85. 2000.

Pileus 4–10(–15) cm wide, hemisphaerical, later convex, plano-convex to flattened cushion-shaped,

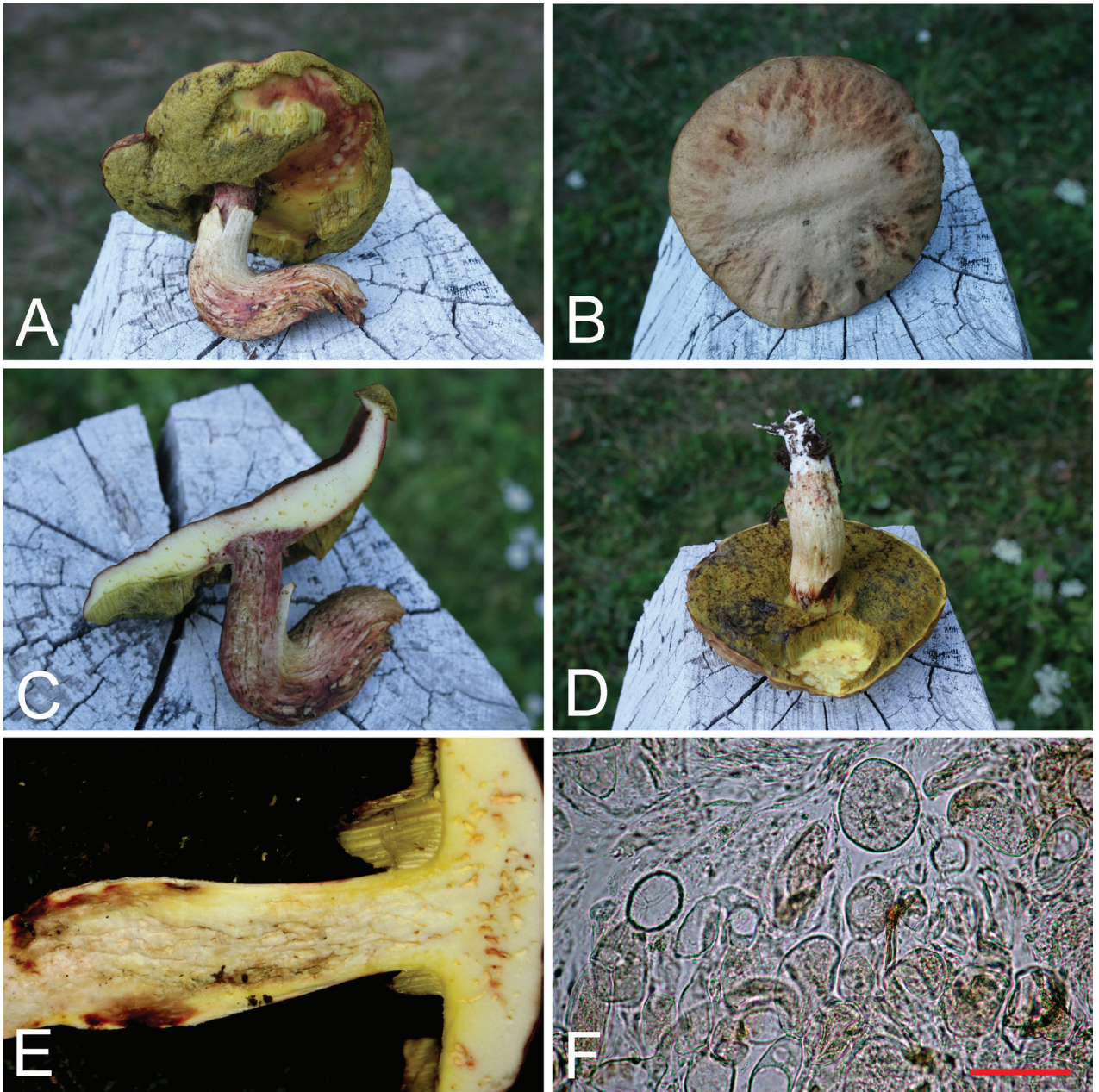


Fig. 1. Fruit bodies of *Hemileccinum depilatum* collected in Khmelnytsky Region (A–E); pileus pseudoepithelium composed of ellipsoid to subglobose cells (F). Bar: 50  $\mu\text{m}$

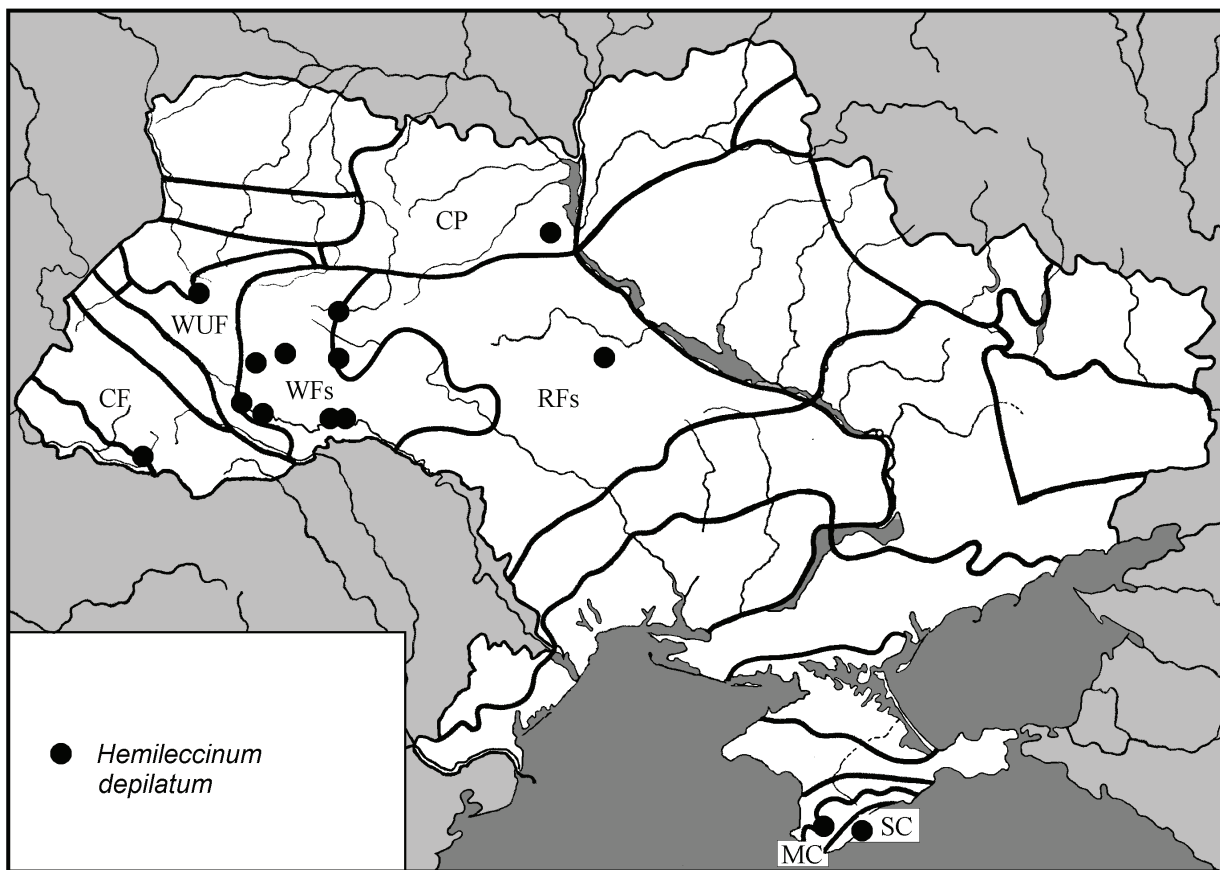


Fig. 2. Distribution of *Hemileccinum depilatum* in Ukraine (CF – Carpathian Forests, CP – Central Polissya, MC – Mountain Crimea, RFs – Right Bank Forest-Steppe, SC – Southern Crimea, WFs – Western Forest-Steppe, WUF – Western Ukrainian Forests)

surface uneven, slightly wrinkled or pitted, mostly glabrous, but at early stages finely tomentose in pits and at pileus margin, later completely glabrous, at first yellow-brown, then chestnut-brown, fading to ochre or tinged to flesh color (Fig. 1, A–D). Pileipellis non-separable. In young fruit bodies pileipellis is composed of two layers, the upper soft trichoderm consisting of loosely intertwined filamentous hyphae and the lower layer formed by dense somewhat saddle-shaped hyphae. Soon after, as the upper layer starts to disappear, the lower one becomes a pseudoepithelium composed of ellipsoid to subglobose cells (Fig. 1, F). Hymenophore near stipe apex slightly depressed, sometimes almost free. Tubes up to (10–)15–20 mm long, deep yellow when young, olive-yellow with age. Pores minute, 0.5–1 mm in diameter, rounded, concolorous with the tubes, unchanging when bruised. Stipe 6–15 × 2.5–4(–4.5) cm, relatively fleshy, elongate clavate or

elongate subfusoid, tapering, occasionally spindle-shaped toward base, often distinctly curved, covered with scabrosities as in *Leccinum*, but less conspicuous, light-colored and not darkening, later partly collapsing; stipe surface light-yellow or whitish, in old fruit bodies sometimes with brownish to burgundy spots or reddish band. Stipe base covered with white or whitish, occasionally yellow-olive to brownish tangled basal tomentum. Partial veil and annulus absent. Context of stipe and pileus whitish, light-yellow, often more deep yellow above tubes and under stipe surface, at stipe base or all over the stipe in old fruit bodies sometimes with brown or brown-red spots (Fig. 1, E), or completely red-brown (Fig. 1, C), color unchanging when cut, odor unpleasant resembling iodoform, particularly in the lower part of the stipe, taste mild.

Macrochemical reactions. Pileus surface:  $\text{NH}_4\text{OH}$  – violet.



Spore print olive-brown. Spores (10–)12–14(–17) × 4.5–6(–7) μm, fusoid-ellipsoid, smooth.

Deciduous forests, predominantly under hornbeam, on alkaline soils. Solitary, very rare. July–August. Edible mushroom of low quality due to unpleasant odor.

**Distribution in Ukraine.** *Autonomous Republic of Crimea*, Bakhchisarai Region, Male Sadove village, 21.07.2013, N.O. Bagrikova (Sarkina, 2014b); Yalta City Council, Nikita Botanical Garden, Mys Martian Nature Reserve, 05.07.2006, I.S. Sarkina (Sarkina, 2014a, b). – *Cherkasy Region*, Lysianka District, Pochapyntsi village, 27.07.2017, V. Shulha. – *Ivano-Frankivsk Region*, Horodenka District, Daleshove village, 23.09.2017, A. Yemchuk. – *Kyiv Region*, Borodyanka District, near Klavdievo-Tarasove settlement, 04.08.2016, collected by amateurs. – *Khmelnysky Region*, Vinkivtsi town, 03.09.2019, N. Marysyk; Horodok district, Ivankivtsi village, 17.08.2019, V. Kydanchuk-Dronska; Kamianets-Podilskyi District, Kytaihorod village, 24.08.2008, V.P. Heluta; Lenivka village, 21.08.2008, V.P. Heluta, V.P. Hayova; Krasyliv District, Krasyliv town, 24.07, 20.08.2019, V. Kydanchuk-Dronska. – *Lviv Region*, Zolochiv District, Yaktoriv village, 16.08.2019, O. Stepko. – *Ternopil Region*, Zalishchyky town, 28.09.2015, L. Burdeina-Domarad; Chortkiv town, 16.07, 19.08.2019, S. Flekey. – *Transcarpathian Region*, Rakhiv District, Carpathian Biosphere Reserve, Kisvynske branch, 2015 (Berkela, Pokynchereda, 2015; Gleb, 2016).

*Hemileccinum depilatum* in its general appearance is quite similar to *H. impolitum* but differs in pitted, or hammered, pileus surface and microscopic structure of pileipellis. In *H. impolitum*, pileipellis hyphae are cylindrical and filamentous, with only a small number of terminal cells slightly broadened at the top. In *H. depilatum*, pileus surface undergoes conspicuous changes during its development. Initially, the pileipellis consists of two layers, the upper layer of loosely intervoven filamentous hyphae and the lower one with densely arranged hyphae. At this stage, the pileus surface appears finely tomentose. However, it becomes completely glabrous, as soon as the filamentous hyphae in the upper layer disappear. In the originally lower layer, gradually broadening hyphae become more or less inflated, so that the pileipellis eventually is composed of predominantly ellipsoid to subglobose cells. Thus the two species can be easily distinguished by this micromorphological character.

Hitherto, *H. depilatum* was recorded in Central Polissya, Western and Right Bank Forest-Steppe, Carpathian Forests, Mountain Crimea and Southern Crimea. According to administrative divisions in Ukraine, the species was reported from the Autonomous Republic of Crimea, Cherkasy, Ivano-Frankivsk, Kyiv, Khmelnytsky, Lviv, Ternopil and Transcarpathian regions. At present, in total 14 localities of the fungus are known in the country. However, the number of records increased due to additional data recently provided by amateur mycologists as a result of their field observations, rather than growing population trend of the fungus. Undoubtedly, *H. depilatum* is a rarely encountered species which is to be protected at the national level. It has been already recommended to include this species into the *Red Data Book of Ukraine* (Heluta, 2012). However, it is necessary to assess its conservation status nationally.

Nowadays, the red-listing system developed by the IUCN is widely internationally recognized (IUCN..., 2012). This system is based on assessing conservation status of all species against standard criteria applied to estimate extinction risk for the species and to assign it to one of the recommended categories (IUCN..., 2019). We have made a preliminary evaluation of the status of *H. depilatum* in Ukraine using the IUCN Red List categories and criteria, in accordance with special guidelines for fungal red-listing (Dahlberg, Mueller, 2011). This is a tentative assessment since the species was only recently recognized in the country (in 2006), therefore due to insufficient recording time for an ectomycorrhizal fungus, its population size cannot yet be estimated. However, based on the concept of functional individual (Dahlberg, Mueller, 2011) and current distribution of the fungus in the country, we can apply criterion D for its evaluation. The number of mature individuals in the known up to now 14 localities can be estimated as minimum 140, but maximum actual number of the localities can be increased in future, apparently not exceeding 100. Thus, for the time being the species is assessed as Vulnerable (VU) under criterion D1.

At present, the main threat for *H. depilatum* is collecting its fruit bodies by local population. Therefore for conservation purposes it is important to protect already known sites, at least at the regional/local level, and to continue searching for new localities of the fungus in appropriate habitats. It is also essential to raise public awareness and to engage local people, primarily through social networks connecting professional mycologists with tens of thousands of amateurs.

## Acknowledgements

The authors are grateful to all amateurs (their names are listed in the article) who provided information on the localities of *H. depilatum* in Ukraine. The support offered by L.G. Lubinska and M.M. Riabyi during field research in Khmelnytskyi Region is much appreciated. This work was supported in part by the program "Support for development of the priority areas of scientific research" (CPCEL 6541230).

## REFERENCES

- Ainsworth A.M., Smith J.H., Boddy L., Dentinger B.T.M., Jordan M., Parfitt D., Rogers H.J., Skeates S.J. 2013. *Red List of Fungi for Great Britain: Boletaceae. A pilot conservation assessment based on national database records, fruit body morphology and DNA barcoding*. Peterborough: Joint Nature Conservation Committee (*Species Status* 14), 37 pp.
- Akulov O.Yu., Prydiuk M.P. 2007. The preliminary checklist of boletoid fungi of Ukraine. *Pagine di Micologia*, 27: 117–144.
- Assyov B., Denchev C.M. 2015. *Boletus depilatus* Re-deuilh. In: *Red data book of the Republic of Bulgaria. Vol. 1. Plants and fungi*. Eds D. Peev, A.S. Petrova, M. Anchev, D. Temniskova, C.M. Denchev, A. Ganeva, Ch. Gussev, V. Vladimirov V. Sofia: IBER – BAS & MOEW, p. 776.
- Bakker H.C., Noordeloos M.E. 2005. A revision of European species of *Leccinum* Gray and notes on extralimital species. *Persoonia*, 18: 511–587.
- Berkela Yu.Yu., Pokynchereda V.F. 2015. Zvit pro vykonannya planu zakhodiv z naukovoi ta naukovo-tekhnichnoyi diyalnosti Karpat'skoho biosferneho zapovidnyka za 2015 r. [Звіт про виконання плану заходів з наукової та науково-технічної діяльності Карпатського біосферного заповідника за 2015 р.] [http://cbr.nature.org.ua/doc/CBR\\_Zvit-nauka-2015.pdf](http://cbr.nature.org.ua/doc/CBR_Zvit-nauka-2015.pdf)
- Bertault R. 1980. Amanites du Maroc. (Troisième contribution). *Bulletin de la Société mycologique de France*, 96(3): 271–287.
- Binder M., Besl H. 2000. 28S rDNA sequence data and chemo-taxonomical analyses on the generic concept of *Leccinum* (*Boletales*). *Micologia (Trento)*: 75–86.
- Dahlberg A., Mueller G.M. 2011. Applying IUCN red-listing criteria for assessing and reporting on the conservation status of fungal species. *Fungal Ecology*, 4(2): 147–162. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2010.11.001>
- Doğan H.H., Aktaş S., Öztürk C., Kaşık G. 2012. Macrofungi distribution of Cacakdere valley (Arslanköy, Mersin). *Turkish Journal of Botany*, 36: 83–94. <https://doi.org/10.3906/bot-1010-9>
- Gleb R.Yu. 2016. In: *Rehionalni aspekty florystychnykh i faunistychnykh doslidzhen. Materialy Tretoi mizhnarodnoi naukovo-praktychnoi konferentsii (13–14 travnya 2016 r., smt Putyla)*. Chernivtsi: Druk Art, pp. 313–315. [Глеб Р.Ю. 2016. Рідкісні види грибів Карпатського біосферного заповідника. У зб.: *Регіональні аспекти флористичних і фауністичних досліджень. Матеріали Третьої міжнародної науково-практичної конференції (13–14 травня 2016 р., смт Путила)*. Чернівці: Друк Арт, с. 313–315].
- Gyosheva M.M., Denchev C.M., Dimitrova E.G., Assyov B., Petrova R.D., Stoichev G.T. 2006. Red List of fungi in Bulgaria. *Mycologia Balcanica*, 3: 81–87.
- IUCN. 2012. *IUCN Red List Categories and Criteria: Version 3.1. Second edition*. Gland, Switzerland and Cambridge, UK: IUCN. Available at: <https://www.iucnredlist.org/resources/categories-and-criteria>
- IUCN Standards and Petitions Committee. 2019. *Guidelines for Using the IUCN Red List Categories and Criteria. Version 14*. Prepared by the Standards and Petitions Committee. Available at: <http://www.iucnredlist.org/documents/RedListGuidelines.pdf>
- Halling R.E., Fechner N., Nuhn M., Osmundson T., Soyong K., Arora D., Binder M., Hibbett D. 2015. Evolutionary relationships of *Heimioporus* and *Boletellus* (*Boletales*), with an emphasis on Australian taxa including new species and new combinations in *Aureoboletus*, *Hemileccinum* and *Xerocomus*. *Australian Systematic Botany*, 28: 1–22. <http://dx.doi.org/10.1071/SB14049>
- Heluta V.P. 2012. In: *Roslynniyi svit u Chervoniy knyzi Ukrayiny: vprovadzhennya Hlobalnoyi stratehiyi zberezheniya roslyn. Materialy II Mizhnarodnoyi naukovoyi konferentsiyi*. Kyiv: Palyvoda A.V., pp. 201–204. [Гелюта В.П. 2012. Огляд представників роду *Boletus* L. як претендентів на включення до "Червоної книги України". *Рослинний світ у Червоній книзі України: впровадження Глобальної стратегії збереження рослин. Матеріали II Міжнародної наукової конференції (9–12 жовтня 2012 р., м. Умань, Черкаська обл.)*. Київ: Паливода А.В., с. 201–204].
- Holec J., Beran M. 2006. *Červený seznam hub (makromycetů) České republiky*. Praha: Pflroda, 282 pp.
- Mustafabayli E.H., Aghayeva D.N. 2019. New mushroom records for the mycobiota of Azerbaijan. *Ukrainian Botanical Journal*, 76(4): 356–361. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj76.04.356>
- Sarkina I.S. 2014a. *Sbornik nauchnykh trudov GNBS*, 139: 73–78. [Саркіна І.С. 2014а. Новые виды мико-биоты заповідника "Мыс Мартыан": макроміцети. *Сборник научных трудов ГНБС*, 139: 73–78].
- Sarkina I.S. 2014b. In: *Roslynniyi svit u Chervoniy knyzi Ukrayiny: vprovadzhennya Hlobalnoyi stratehiyi zberezheniya roslyn. Materialy III Mizhnarodnoyi konferentsiyi*. Lviv, pp. 187–189. [Саркіна І.С. 2014б. Доповнення до розповсюдження деяких включених до Червоної книги України грибів на Кримському півострові. У зб.: *Рослинний світ у Червоній книзі України: впровадження Глобальної стратегії збереження рослин. Матеріали III Міжнародної конференції (4–7 червня 2014 р., м. Львів)*. Львів, с. 187–189].
- Sarkina I.S. 2018. *Gribyznakomye i neznakomye. Spravochnik-opredelitel gribov Kryma*. Simferopol: Biznes-Inform, 488 pp. [Саркіна І.С. *Грибы знакомые и незнакомые. Справочник-определитель грибов Крыма*. Симферополь: Бизнес-Информ, 488 с.].

- Šutara J. 2008. *Xerocomus* s. l. in the light of the present state of knowledge. *Czech Mycology*, 60(1): 29–62.
- Šutara J., Mikšík M., Janda V. 2009. *Hřibovité houby. Čeled' Boletaceae a rody Gyrodon, Gyroporus, Boletinus a Suillus*. Praha: Academia, 296 pp.
- Wu G., Feng B., Xu J., Zhu X.-T., Li Y.-C., Zeng N.K., Hosen I., Yang, Z.L. 2014. Molecular phylogenetic analyses redefine seven major clades and reveal 22 new generic clades in the fungal family *Boletaceae*. *Fungal Diversity*, 69(1): 93–115.
- Wu G., Li Y.-Ch., Zhu X.-T., Zhao K., Han L.-H., Cui Y.-Y., Li F., Xu J.-P., Yang Zh.L. 2016. One hundred noteworthy boletes from China. *Fungal Diversity*, 81(1): 25–188. <https://doi.org/10.1007/s13225-016-0375-8>
- Zerova M.Ya., Sosin P.Ye., Rozhenko H.L. 1979. *Vyznachnyk hrybiv Ukrayiny. Vol. 5. Bazidiomitsety. Book 2. Boletalni, strobilomitsetalni, trykholomatalni, entolomatalni, rusulalni, aharykalni, hasteromitsety*. Kyiv: Naukova Dumka, 566 pp. [Зерова М.Я., Сосін П.Є., Роженко Г.Л. 1979. *Визначник грибів України. Т. 5. Базидіоміцети. Книга 2. Болетальні, стробіломіцетальні, трихоломатальні, ентоломатальні, русулальні, агарикальні, гастероміцети*. Київ: Наукова думка, 566 с.]

Recommended for publication by M.M. Sukhomlyn



<https://doi.org/10.15407/ukrbotj76.05.434>

## Сучасні тенденції динаміки раритетних фітоценозів України та зміна парадигми абсолютної заповідності

Павло М. УСТИМЕНКО<sup>1</sup>, Сергій Ю. ПОПОВИЧ<sup>2</sup>, Дмитро В. ДУБИНА<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України  
вул. Терещенківська 2, Київ 01004, Україна  
[geobot@ukr.net](mailto:geobot@ukr.net)

<sup>2</sup>Національний університет біоресурсів і природокористування України  
вул. Родімцева 19, Київ 03041, Україна  
[n8u5k0@ukr.net](mailto:n8u5k0@ukr.net)

Ustyenko P.M.<sup>1</sup>, Popovych S.Yu.<sup>2</sup>, Dubyna D.V.<sup>1</sup> 2019. **Current trends in the dynamics of rare phytocoenoses in Ukraine and modification of the concept of absolute conservation.** *Ukrainian Botanical Journal*, 76(5): 434–444.

<sup>1</sup>M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine  
2 Tereshchenkivska Str., Kyiv 01004, Ukraine

<sup>2</sup>National University of Life and Environmental Sciences of Ukraine  
19 Rodimtseva Str., Kyiv 03041, Ukraine

**Abstract.** Protection of the diversity of plant communities as a functional basis of the biosphere, and particularly of its rare component, remains one of the priorities among major conservation issues. It is emphasized that the state of the rare plant communities in Ukraine has significantly changed over the last few decades. The main tendencies of the changes in rare phytocoenoses due to human activity are outlined. Three main groups of the consequences of transformation of rare phytocoenoses into derivative groups are as follows: 1 – within the same autochthonous formation; 2 – within other formation of the same vegetation type; 3 – within other formation of the other type of vegetation. For the each group, the key factors of the threats are presented and examples of the changes in the rare communities of the main vegetation types in Ukraine are provided. In the present article, natural changes of rare communities of the forest, steppe, meadow and marsh vegetation are characterized. In this context, authors consider changes in rare plant communities and formation of the altered vegetation due to successions in natural conservation areas under conditions of the continuous regime of strict protection. It is noted that conservation of rare phytocoenotic diversity requires transition to the system of preventive and direct methods as well as various conservation regimes, depending on a vegetation type and communities homeostasis. The authors propose to introduce changes into documents on nature conservation regarding the use of various protection regimes in the areas under strict protection. They should be used as regulatory measures to prevent degradation of natural ecosystems and progressing loss of zonal phytocoenotic diversity.

**Keywords:** rare phytocoenosis, strict protection, successions, threats, vegetation

*Submitted 11 March 2019. Published 31 October 2019*

Устименко П.М., Попович С.Ю., Дубина Д.В. 2019. **Сучасні тенденції динаміки раритетних фітоценозів України та зміна парадигми абсолютної заповідності.** *Український ботанічний журнал*, 76(5): 434–444.

**Реферат.** Відмічено, що серед багатьох природоохоронних проблем пріоритетною залишається збереження фітоценофонду як функціональної основи біосфери, і, насамперед, раритетного фітоценофонду. Встановлено, що стан раритетних рослинних угруповань України за останні кілька десятиліть суттєво змінився. За результатами багаторічних досліджень та аналізу літератури намічено основні тенденції змін раритетних фітоценозів внаслідок господарської діяльності. Виділені три основні групи наслідків трансформування раритетних фітоценозів у похідні угруповання в межах: (1) тієї ж автохтонної корінної формації; (2) іншої формації того ж типу рослинності; (3) іншої формації іншого типу рослинності. Для кожної групи наведено головні чинники загроз та приклади змін раритетних угруповань основних типів рослинності України. Характеризуються природні зміни раритетних угруповань лісової, степової, лучної та болотної рослинності. У цьому контексті розглядаються зміни раритетної рослинності й формування іншої за характером рослинності внаслідок резерватогенних сукцесій на природнозаповідних територіях в умовах заповідного режиму. Наголошується, що збереження раритетної фітоценогічної різноманітності потребує переходу до застосування системи превентивних і прямих способів та режимів збереження залежно від типу рослинності та гомеостазу угруповань. Пропонується внесення змін до низки природоохоронних документів стосовно використання різних форм режимів збереження у природозаповідних об'єктах суворой охорони, які доцільно застосовувати як регуляторні заходи до природних екосистем з ознаками резерватогенної деструкції та прогресуючими втратами зонального фітоценогічного та біотичного різноманіття.

**Ключові слова:** загрози, раритетний фітоценофонд, резерватогенні сукцесії, рослинність

© 2019 P.M. Ustyenko, S.Yu. Popovych, D.V. Dubyna. Published by the M.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine. This is an open access article under the terms of the Creative Commons Attribution License (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>), which permits use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited

## Вступ

Діяльність людини за темпами та масштабами перетворень природного середовища випереджає природні процеси. На сучасному техногенному етапі розвитку вони є визначальними у кількісних і якісних змінах структури природних екосистем, і перш за все, в їхньому найбільш сенсорному компоненті – рослинному світі (Shelyag-Sosonko, 2001; Didukh, 2010, 2017). Антропогенний вплив – це ступінь прямої або опосередкованої діяльності людини на загальну структуру зв'язків та стан компонентів екосистем. Він супроводжується збідненням автохтонної флори, зменшенням площ, зайнятих природними фітоценосистемами, зміною структурно-функціональних характеристик екосистем, втратою біорізноманітності загалом. Упродовж кількох десятиріч особливістю сучасного розвитку рослинного світу України є активізація його антропогенних змін. Тому з метою обґрунтування системи ефективних заходів збереження фітоценотичної різноманітності очевидною є необхідність з'ясувати причини, що зумовлюють збіднення фітоценофонду, спрогнозувати його динамічні тенденції та оцінити наслідки таких змін. У літературі за характером дії екофакторів виділяють вторинні природні (спонтанні), природно-антропогенні, антропогенні, а також техногенні, спричинені фізичним та хімічним забрудненням довкілля зміни. Часто спостерігається сумісна дія цих чинників (Stojko et al., 1998; Popovych, 2002).

Серед багатьох природоохоронних завдань пріоритетним є збереження фітоценофонду як функціональної (передусім, енергетичної) основи біосфери, і, насамперед, раритетного фітоценофонду. Останній включає різноманітні за фітоценотичним, фітоісторичним, ботаніко-географічним, екологічним значенням угруповання, які мають науково-практичне значення для збереження фітоценотичної різноманітності рослинного світу та забезпечують спонтанний хід філоценогенетичного процесу, необхідного для підтримання сталого розвитку фітобіоти. Загрозою раритетному фітоценорізноманіттю є господарська діяльність, яка призводить до появи в навколишньому середовищі чинників, уражаючих рослинні угруповання. Результати безпосереднього впливу на ценосистеми залежать від ступеня змін їхніх компонентів. Із

основних компонентів екосистеми – фітоценозу, едафотопу, кліматопу, зооценозу, мікробіоценозу – найбільшого безпосереднього впливу людини на кожній конкретній ділянці зазнають фітоценоз та едафотоп. Саме більшість антропогенних локальних сукцесій зумовлено ними (Stojko et al., 1998; Stojko, Sheliakh-Sosonko, 2005).

Установлено, що стан раритетних рослинних угруповань України за останні кілька десятиліть суттєво змінився. Значно зменшилася кількість локалітетів із раритетними фітоценозами, які завдяки своїм екобіотичним особливостям та походженню є чутливішими до антропогенного впливу. Насамперед змінився їхній фітоценотичний склад (Stojko et al., 1998; Stojko, Shelyag-Sosonko, 2005; Ustyomenko, Dubyna, 2015a, b). Це робить актуальним аналіз існуючих змін раритетних рослинних угруповань України.

## Матеріали та методи

Методологія визначення раритетної фітоцено-таксономічної різноманітності базується на методі інвентаризації синтаксонів та матричному методі синфітосозологічної оцінки фітоценофонду. Під час польових робіт нами застосовано основні геоботанічні методи досліджень (маршрутні рекогносцирувальні, детально-маршрутні, геоботанічного опису, просторово-часових динамічних еколого-фітоценотичних рядів). Під час камерального етапу виконано систематизацію даних та синфітосозологічний аналіз. Робота базується на оригінальних матеріалах польових досліджень, проведених упродовж 2010–2018 рр.

Назви синтаксонів подаються відповідно до правил, наведених у книзі "Продромус растительности Украины" (Prodromus..., 1991) та проєкті "Кодекс фітоценотичної номенклатури" (Ustyomenko, Dubyna, 2015a, b), номенклатура таксонів – переважно за зведенням "Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist" (Mosyakin, Fedoronchuk, 1999).

## Результати та обговорення

У роботі за результатами багаторічних досліджень та аналізу відповідної літератури наведені основні тенденції змін раритетних фітоценозів. Вони віднесені до трьох основних груп наслідків їхнього трансформування у похідні угруповання в обсязі тієї ж автохтонної корінної формації;

іншої формації того ж типу рослинності та іншої формації іншого типу рослинності.

**Формування похідних асоціацій у межах автохтонної формації рослинності.** Такий варіант характеризується змінами в межах одного раритетного фітоценозу, які не призводять до послідовної зміни едифікаторів угруповання, різних змін його видового складу, структури та інших особливостей. Основним антропоїчним чинником у лісах є рубки, внаслідок чого відбуваються істотні зміни в структурі та складі співдомінуючих чи супутніх видів деревостану і конфекторів нижніх ярусів раритетних фітоценозів за збереження лісотвірного значення едифікатора. Характерним прикладом таких змін можуть бути ті, які проведено під впливом вибіркових рубок у раритетних лісових угрупованнях, переважно звичайнодубових лісів, наприклад із домінуванням у наземному покриві *Hedera helix* L. У фітоценозах класів асоціацій *Querceta (roboris) swidosa (sanguineae)*, *Querceto (petraeae)–Querceta (roboris) swidosa (sanguineae)*, *Fraxineto (excelsioris)–Querceta (roboris) swidosa (sanguineae)* вибіркові рубки призводять до освітлення деревостану (зімкнутість крон 0,5–0,6), і, як наслідок, до розростання підліску (0,6), що спричинює пригнічення, а в окремих випадках випадання трав'яно-чагарничкового ярусу та формування серійних нетривалих рідкотравних угруповань звичайнодубових лісів і втраті їхнього фітоценозозологічного значення (Ustyenko, Dubyna, 2015a, b).

Локально трансформує раритетні угруповання й фітозабруднення. Використання значного обсягу фіторесурсів зумовило глибоку синантропізацію рослинного покриву, у т. ч. й раритетних угруповань. Це спричинило збільшення різноманітності адвентивних видів рослин, чисельності видів з високим ступенем натуралізації, посилення стійкості їхніх популяцій у новому для них фітоценотичному середовищі та тенденцію до розширення площ. Найнегативнішим у цьому процесі є інсуляризація популяцій аборигенних видів та їхнє пригнічення інвазійними видами рослин (Protopopova et al., 2003). Останні є особливо небезпечними для раритетних фітоценозів, оскільки не лише швидко розселяються в антропоїчно порушених угрупованнях, а й стають домінантами, витісняючи природні види, та натуралізуються в природних екотопах, змінюючи созологічне значення

вихідних раритетних фітоценозів. *Acer negundo* L., *Elodea canadensis* Michx., *Impatiens parviflora* DC., *Impatiens glandulifera* Royle, *Bidens frondosa* L., *Parthenocissus* Planch. spp. та багато інших видів широко розселилися або мають тенденцію до зайняття більших площ у раритетних угрупованнях, вони змінили їхній облік і созологічну цінність. Авторами наведені трансформації раритетних угруповань *Querceto (petraeae)–Quercetum (roboris) impatientosum (parviflorae)*, *Batrachietum (rionii) elodeosum (canadensis)*, *Nymphoidetum (peltatae) elodeosum (canadensis)* та ін. (Ustyenko et al., 2015).

**Формування похідних асоціацій у межах іншої формації того ж типу рослинності.** Основними антропоїчними чинниками, які найбільше вплинули на стан раритетної рослинності, стали рубки, випасання, осушувальна меліорація. Вони також є найпоширенішими за наслідками їхнього впливу. Зокрема, лісоексплуатаційний вплив на природні раритетні фітоценози призводить до розбалансування вікової та ценотичної структури цих лісів, а саме: до послідовної чи швидкої зміни едифікаторів угруповання, зменшення їхньої продуктивності, послаблення біостійкості, позбавлення джерел відновлення едифікатора, синантропізації ценофлори.

Найбільших змін зазнали раритетні угруповання лісів формації *Querceta roboris*. Ведення лісового господарства з метою видалення з деревостану головного лісотвірного виду *Quercus robur* L. призвело до формування тривалопохідних фітоценозів зі зміненою структурою деревостану інших лісових формацій з меншою фітосозологічною цінністю. Прикладом цьому є наявність таких угруповань у низці природно-заповідних об'єктів. Установлено, що фітоценози *Carpineto (betuli)–Quercetum (roboris) hederosum (helicis)* та *Carpineto (betuli)–Quercetum (roboris) scopiosum (carniolicae)* на Поділлі після вибіркових рубок трансформувалися в довготривалопохідні угруповання інших формацій: *Carpinetum (betuli) hederosum (helicis)* та *Carpineto (betuli)–Fraxinetum (excelsioris) scopiosum (carniolicae)* (ландшафтні заказники загальнодержавного значення "Велика і Мала Бугаїха", "Урочище Совий яр", "Кармелюкова гора" та ін.). Унаслідок різних форм лісогосподарського впливу збереглися лише фрагменти раритетних угруповань *Abieto (albae)–Querceta (roboris)* в одному із двох анклавів колишнього їхнього поширення на північній

Буковині. Через проведені рубки у деревостанах на Розточчі не виявлено раніше описаних раритетних угруповань білоялицевих лісів *Faget* (*sylvaticae*)–*Abieta* (*albae*), *Pineto* (*sylvestris*)–*Abieta* (*albae*). У першому випадку сформувалися похідні звичайнограбово-лісовобукові чи чисті лісовобукові угруповання, у другому – чисті звичайнососнові чи звичайнограбово-звичайнососнові ліси. Окрім того, сучасними дослідженнями не підтверджено місцезнаходження на рівнинній території України описаних лише в одному місці на заході Одеської області раритетних угруповань *Querceta* (*pubescentis*) *acerosa* (*tatarici*), які були представлені в "Зеленій книзі України" (Zelena..., 2009) асоціаціями: *Quercetum* (*pubescentis*) *aceroso* (*tatarici*)–*poosum* (*angustifoliae*), *Quercetum* (*pubescentis*) *aceroso* (*tatarici*)–*caricosum* (*michelii*), *Quercetum* (*pubescentis*) *aceroso* (*tatarici*)–*brachypodiosum* (*pinnati*), *Quercetum* (*pubescentis*) *aceroso* (*tatarici*)–*caricosum* (*praecocis*). На їхньому місці сформувалися похідні угруповання із другорядних порід з поодинокую участю дубів звичайного та пухнастого.

Деяко іншим характером змін відзначаються трав'яні раритетні фітоценози. На територіях з раритетними степовими фітоценозами поблизу населених пунктів вони потерпають від надмірного випасання, що призводить до зниження видового багатства, їхньої продуктивності, а місцями й до ерозії ґрунтового покриву. Їхня деградація зазвичай проходить чотири умовні стадії: первинних (природних) домінантів, вторинних (пасовищних) домінантів, типових видів (пацієнтів) пасовищ і збитих пасовищ. Пасквальна дигресія фітоценозів *Cariceta humilis*, *Seslerieta heufleriana* у придністровській частині Поділля призвела до повної зміни фітоценотичної корінної структури степів. Зросла площа угруповань *Bothriochloeta ischaemi*, *Festuceta valesiaca*, *Koelerieta macranthae* за рахунок зменшення площ раритетних фітоценозів, передусім утворених видами *Stipa* L. За умови припинення дії зовнішнього екофактора спостерігаються відновлювальні зміни степових фітоценозів, зокрема угруповань *Stipeta capillata*. Зазвичай первинний домінант *Stipa capillata* L. витісняє вторинні угруповання, починаючи з четвертого року припинення випасання. За проведеннями на Поділлі дослідженнями зміни вікової структури локальних популяцій окремих домінантів степових угруповань регіону в різних

екотопах, а також за вивченням репродуктивної здатності популяцій *Stipa capillata*. *S. pulcherrima* C. Koch, *S. tirs*a Steven встановлено, що з 21 популяції лише чотири мають повностанний віковий спектр. Виявлена відсутність у структурі інших популяцій субсенільних, сенільних і перевага віргінільних особин, що свідчить про їхній інвазійний тип і демутаційний характер динаміки степової рослинності (Stoiko et al., 1998; Ustymenko et al., 2018).

Інтенсивних змін унаслідок осушення зазнали мезотрофні та олігомезотрофні болотні раритетні угруповання на територіях, що безпосередньо межують з меліоративною мережею. Непрямий (опосередкований) вплив на раритетні фітоценози здійснюється через інші фактори, що можуть самостійно або ж через інші діючі агенти впливати на фітоценози в цілому. Так, трав'яно-мохові угруповання трансформуються у чагарникові чи лісові болота. На ділянках з угрупованнями раритетної асоціації *Cariceta* (*lasiocarpae*)–*Scheuchzerietum* (*palustris*) *sphagnosum* (*S. cuspidatum*) на Українському Поліссі (Рівненський ПЗ, Поліський ПЗ) під впливом примезових меліоративних систем відбулася зміна едафотопу з подальшим усиханням сфагнового покриву, зменшилася кількість рослин гідрофільних видів, різко зменшилося покриття (10–15%) вихідних домінантів травостою *Carex lasiocarpa* Ehrh. і *Scheuchzeria palustris* L., а також відбулося їхнє зміщення у знижені елементи мікрорельєфу. Значно збільшилася кількість чагарників (здебільшого *Salix cinerea* L., *S. rosmarinifolia* L.) та дерев *Betula pubescens* Ehrh. Різке порушення рівня ґрунтових вод у зв'язку з гідромеліоративними роботами, видобутком торфу на прилеглих до місцезнаходження угруповань *Betuleta humilis* територіях, призводить до прискорення постмеліоративних змін. На їхньому місці формуються зарості чагарникових верб чи лісова рослинність (Andrienko et al., 1986).

**Формування похідних асоціацій у межах формацій інших типів рослинності.** У цьому варіанті змін основними антропогенними чинниками, які найбільше вплинули на стан раритетної рослинності, стали рубки, заліснення, осушувальна меліорація, закладання сільгоспугідь тощо.

У результаті суцільних рубок природні лісові раритетні фітоценози трансформуються в лучні угруповання. Найчастіше ці зміни фіксуються в

лісах Українських Карпат. Індикаторами таких процесів є наявність у травостої післялісових лук за влучним висловлюванням Б.М. Міркіна "реліктів лісового минулого" (Mirkin, Naumova, 2012), зокрема і домінантів травостою лісових раритетних угруповань *Lunaria rediviva* L.: *Fagetum (sylvaticae) lunariosum (redivivae)* та *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod.: *Alnetum (incanae) matteucciosum (struthiopteris)*. Натомість на рівнинній території після суцільних рубок трапляються ділянки чагарникових заростей, сформованих домінантами підліску раритетних угруповань *Juniperus communis* L.: *Pinetum (sylvestris) juniperoso (communis)–cladinosum*), *Rhododendron luteum* Sweet (*Pinetum (sylvestris) rhododendroso (lutei)–molinosum (caeruleae)*) та *Cornus mas* L.: *Quercetum (roboris) cornoso (maris)–aegonychonosum (purpureo-caerulei)*.

Унаслідок заліснення степових фітоценозів, на яких часто створюються лісові насадження, відбувається деградація зональних угруповань. У Придністров'ї на місці степових угруповань *Cariceta humilis*, *Stipeta capillatae*, *S. pennatae* практикуються посадки звичайнодубових, звичайнососнових та кримськососнових лісових культур. З розвитком цих насаджень, а також чагарників, що сформувалися у міжрядях, створюються очевидні несприятливі екологічні умови для видів *Stipa*. Рослини цього роду тепер трапляються лише розрідженими фрагментами у вікнах насаджень. Звичайно очевидним є те, що надалі відбуватиметься деградація залишків цих угруповань, і все завершиться повним зникненням степового типу фітоценозів.

У сучасних умовах рослинний покрив вологих екоотопів (боліт, заболочених лісів, сирих луків) зазнає особливо значних змін внаслідок проведеної на таких територіях осушувальної меліорації, що на фоні посушливих літніх сезонів є основним екзогенним з кумулятивним ефектом чинником зміни раритетних угруповань. Екзогенні зміни раритетних угруповань евтрофних боліт під впливом осушувальної меліорації призвели до формування менш гідрофільних фітоценозів. У результаті зменшення площ перезволожених екоотопів вони трансформуються в напрямку поступового утворення торф'янистих луків. Типовим прикладом можуть слугувати зміни, які сталися з раритетними угрупованнями *Schoeneta ferruginei*, *Cladieta marisci*, *Cariceta davallianae* у меліорованих верхів'ях р. Західний

Буг у межах Колтівської улоговини (національний природний парк "Північне Поділля", Львівська обл.). Дослідженнями встановлено послаблення ценотичної (домінуючої) ролі гідрофітів *Cladium mariscus* (L.) Pohl, *Carex davalliana* Smith і *Schoenus ferrugineus* L. У результаті цього процесу зменшилися площі раритетних угруповань, їхня мозаїчність і відбулася локалізація в депресіях рельєфу. В минулому такі болота були поширені по всій долині р. Західний Буг та її численних приток у межах пасма. На це вказує кількість їхніх залишків (від 1–2 до 100 м<sup>2</sup>), які збереглися від осушення у найбільш обводнених частинах заплави (околиці сіл Колтів, Опаки, Руда-Колтівська, Сасів, Бір, Грабово). На неглибоко осушених екоотопах із меженним рівнем ґрунтових вод 50–100 см збільшилися площі угруповань торф'янистих лук, представлених здебільшого формаціями *Deschampsia caespitosa*, *Molinieta caeruleae*. На добре осушених ґрунтах у мезофітних умовах сформувалися угруповання справжніх лук (*Dactyleta glomeratae*, *Agrostideta tenuis*). У режимі невикористання таких угідь формуються чагарникові угруповання *Saliceta cinerea* (Kuzyarin, Kahalo, 1991; Kuzyarin, 2008; Ralo, 2012). Дія негативних антропогенних чинників підсилюється екстремальними погодними та гідрологічними умовами.

Перетворення значної частини степових екосистем на аграрні площі призвело до масштабного порушення їхньої фітоценотичної структури, руйнування, фрагментації та до повного їхнього знищення (Tkachenko, 1992). Від аграрного перетворення зазнають руйнування також і раритетні лісові фітоценози. На Закарпатті (Берегівський р-н, Закарпатська обл.) на місці особливо рідкісних для України повстистопилових і повстистопилово-скельнодубових лісів нині функціонують виноградники (Ustymenko et al., 2015).

За безпосередньої антропогенної аграрної дії на **едафотоп** інтенсивність змін раритетних фітоценозів є різною. Частіше відбувається корінна зміна окремих властивостей едафотопу, як це спостерігається за евтрофікації водоєм та осушувальної меліорації. Такі трансформації спричинюють перебудову усього едафо-гідрологічного комплексу й ведуть до формування нового екоотопу. Умовно слабе порушення едафотопу сприяє виникненню дигресивних



асоціацій тієї ж формації. Наслідком корінного впливу є похідні угруповання іншого типу рослинності.

Зазвичай антропогенне евтрофування водойм відбувається набагато швидше ніж природне, особливо у водоймах з повільним водообміном – озерах, водосховищах, ставках. Забруднення води проявляється у зміні фізичних, органолептичних властивостей (порушення прозорості, забарвлення, запаху, смаку), збільшенні вмісту сульфатів, хлоридів, нітратів, токсичних важких металів, зменшенні розчиненого у воді кисню, появи радіоактивних елементів, хвороботвірних бактерій і вірусів тощо. Забруднювачем водойм може бути будь-який фізичний агент, хімічна речовина або вид біорізноманіття. Кожний із таких видів, потрапляючи у водне середовище, збільшує свою чисельність особин, яка виходить за звичайні межі – природних коливань або середнього природного росту. Евтрофікація водойм спричинює зміну рослинних угруповань. Дослідженнями встановлено, що першими зникають раритетні фітоценози, сформовані реліктовими видами – *Aldrovanda vesiculosa* L., *Nymphoides peltata* (S.G. Gmel.) Kuntze, *Salvinia natans* (L.) All., *Trapa natans* L. тощо. Вони змінюються на розріджені угруповання *Ceratophylleta demersi*, *C. platyacanthi*, *Lemneta trisulcae* та ін. (Dubyna, Shelyag-Sosonko, 1989; Dubyna et al., 2003).

**Природні** зміни раритетної рослинності виокремити надзвичайно складно внаслідок повсюдного антропогенного впливу. Тому виділялися зміни, які відбуваються поза діяльності людини чи за її незначного впливу. Розглянемо приклади таких змін. На г. Туркул у Чорногірському масиві Українських Карпат у 1980 р. К.А. Малиновським (Zelenaia..., 1987) було описано єдине в Україні угруповання формації *Oreochloeta distichae*, представлене асоціацією *Oreochloetum (distichae) juncosum (trifidi)*. Протягом останніх 20 років відбулося значне зменшення чисельності особин і площі популяції *Oreochloa disticha* (Wulfen) Link та зміна ценотичної ролі виду з домінантної на асектаторну. Тривають процеси старіння та зниження життєвості популяції цього виду. Цвітіння та плодоношення нерегулярні. Частина популяції елімінувала. Чисельність домінанта скоротилася до 120–130 особин, що вкривають площу до 2 м<sup>2</sup>. Тому вже немає підстав включати ці угруповання до наступного видання "Зеленої книги

України" як такі, що зникли. Популяція *Oreochloa disticha* залишається об'єктом охорони "Червоної книги України" (Chervona..., 2009).

В Україні на рівнинних територіях і в горах відбувається сільватизація лучних і окремих степових ділянок з раритетними фітоценозами. Це пов'язано з припиненням такої форми антропогенного впливу на них, як викошування чи випасання, що порушує усталений хід сукцесій, їхню спрямованість і сприяє трансформації фітоценозів у чагарникові та лісові угруповання. Темпи сільватизації є різними: на степових ділянках біля стіни лісу (природного походження чи лісових культур, навіть з неаборигенних видів) або у причагарникових смугах вони прискорені, на віддалених ділянках – уповільнені. Нині такі ділянки перебувають на різних сукцесійних стадіях формування фанерофітної рослинності – від ділянок з незначною кількістю молодих дерев та чагарників до густих заростей чагарників з поодинокими деревами, рідколісся чи до утворення молодого лісу.

Нині все частіше раритетні рослинні угруповання потерпають від природних стихій. Внаслідок стихійного лиха, яке сталося в листопаді 2000 р. у південно-західній частині України значні площі раритетних угруповань зазнали трансформацій. Різке вторгнення холодних арктичних повітряних мас у приземний шар атмосфери спричинило швидке замерзання дощових крапель і зледеніння, налипання снігу на деревах і кущах та ламання гілок дерев від навантаження. Було пошкоджено понад 357 тис. га лісів. У центрі стихійного лиха опинилися найцінніші лісові угруповання з домінуванням у підліску та травостої західноєвропейських, центральноєвропейських та субсередноморських видів, які належать до стеноекотопних і вразливих лісів (Shelyag-Sosonko et al., 2002). Найпостраждалими внаслідок цієї стихії стали лісові раритетні угруповання *Querceto (petraeae)–Querceta (roboris)*, *Querceta (petraeae) cornosa (maris)* і *Querceta (roboris) cornosa (maris)*. Їхні деревостани зазнали незворотних змін. Ступінь пошкодження крон була від 50 до 100%. Зімкнутість крон дерев зменшилася до 0,5, що є критичним для їхнього існування. Як наслідок, кумулятивний вплив низки екологічних чинників (зміна світлового режиму, вологості та трофності ґрунту) спричинив надмірний розвиток низки видів деревного, чагарникового та трав'яного ярусів. Ці

ліси втратили біологічну стійкість, відбулися зміни в їхній структурі, ценотичних зв'язках і витіснення раритетних видів тривіальними експансивними видами. Під наметом деревостану активно почав формуватися другий ярус із *Acer campestre* L., у підліску збільшилася участь *Euonymus verrucosa* Scop. На місці вказаних лісів нині формуються угруповання інших субформацій — *Acereto (campestris)–Querceto (petraeae)–Querceta (roboris)*, *Acereto (campestris)–Querceta (petraeae) cornosa (maris)* і *Acereto (campestris)–Querceta (roboris) cornosa (maris)* (Ustylenko et al., 2018). Найближчими роками слід очікувати подальшого погіршення стану цих лісів. Лісотвірні види *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. і *Quercus roboris* ослаблені, уражені хворобами і всихають, відбувається експансія малоцінних видів (*Acer campestre*, *Carpinus betulus* L.) у деревостан, а в травостой збільшується участь *Geum urbanum* L., *Urtica dioica* L., *Galium aparine* L. тощо.

Велика кількість раритетних угруповань в Україні знаходиться на природно-заповідних територіях з різними режимами збереження (Zelena..., 2009). Проте після введення заповідного режиму на таких територіях виникли нові, досі ще невирішені питання, пов'язані з резерватними змінами рослинного покриву, і насамперед раритетних угруповань, для збереження яких вони створювалися.

Світовий досвід засвідчує, що збільшення кількості та площ природно-заповідних об'єктів є недостатньою умовою для збереження і відновлення біорізноманіття. Необхідно впроваджувати заходи, які можуть суттєво підвищити ефективність управління/керування природними процесами, особливо динамікою рослинного покриву. Таке управління і нагляд за природними комплексами, що охороняються, має базуватися на екосистемному принципі (Didukh, 2017; Stetsenko, 2017). Встановлено причини і темпи зниження біорізноманітності. Рушійною силою її розвитку є зміна енергетичного потенціалу екосистеми. Надмірне накопичення енергетичного запасу призводить до стану, який не відповідає зовнішнім умовам. Тому, щоб зберегти існуючий стан екосистеми, ми повинні забирати, відчувувати певні запаси енергії, не дозволяти їй накопичуватися (Didukh, 2014). Для цього необхідно ввести відповідні заходи зі збереження біорізноманітності. Зокрема, йдеться про впровадження науково обґрунтованих

режимів щодо збереження угруповань, особливо раритетної складової. Також потрібно бути готовим приймати складні рішення – чи заборонити повне невтручання людини у хід природних процесів (абсолютна заповідність), чи застосовувати певні обмеження (регульована заповідність) на користь того чи іншого виду, ценозу. Наразі важливо визначити, які саме мають бути оптимальні рішення та яким чином їх застосувати. Вирішення цього питання залежить від поставленої мети та рівня наукових знань, технічних можливостей, а також мотивації жертвувати одним заради існування іншого.

У Директивах Євросоюзу про збереження природного середовища існування, дикої флори і фауни (№ 92/43/ЄС) (Оселищна Директива), які є головними природоохоронними нормативно-правовими актами в країнах Євросоюзу, вказується на необхідність досягнення сприятливого стану збереження видів та оселищ у певних регіонах. У статті 6(1) Оселищної Директиви акцентується увага на потребу проведення природоохоронних заходів, що включають "управління, яке може бути активним або профілактичним і містити такі дії, як традиційне природокористування: випасання худоби, викошування, часткове вирубування, а також адміністративні заходи: фізичне планування, оцінка ековпливу та контроль". Окрім того, на територіях особливої охорони (Special area of conservation) теж "здійснюються необхідні заходи щодо збереження та відтворення належного стану оселищ та/або популяцій видів, заради збереження яких була визначена ця територія" (Намог, 2017).

Результати багаторічних досліджень на територіях природно-заповідного фонду України свідчать про те, що впровадження режиму абсолютної заповідності у багатьох випадках призводить до повної втрати тих природних об'єктів, заради яких вони власне і створювалися. Як зазначає Я.П. Дідух (Didukh, 2014), проблема полягає в тому, що рослинні угруповання в своєму розвитку не відтворюють собі подібних, а характеризуються певним зміщенням, напрямок і швидкість якого регулюється впливом зовнішніх чинників. Навіть при досягненні певної рівноваги за відношенням до зовнішніх умов (стійкого стану) вони продовжують змінюватися, а в результаті їхня першооснова руйнується і переходить у якісно інший стан, який передбачити неможливо через складну взаємодію і кумулятивний ефект впливу

зовнішніх факторів, що продовжують змінюватися. При цьому обов'язково зміниться як структура фітоценосистеми (флористичний склад, будова ценозу), так і її тип.

Не викликає жодних сумнівів необхідність практичного втілення на територіях природно-заповідних об'єктів ідеї спонтанного розвитку лісової рослинності, і в першу чергу пралісів, рослинності субальпійського поясу за умов недоторканості. Разом з тим встановлено, що неприйнятним є запровадження принципів абсолютної заповідності для трав'яних типів організації рослинності рівнинної частини країни, у першу чергу степової, лучної, болотної, вищої водної рослинності (Andrienko et al., 1986; Tkachenko, 1992; Stojko et al., 1998; Didukh, 2014; Ustylenko, 2017). Найбільш переконливими аргументами тут можуть бути приклади степових заповідників. В.С. Ткаченко (Tkachenko, 1992) встановив, що етап дестабілізації є суттєвим у ході резерватних перетворень, які характеризують конвергентну стадію саморозвитку фітоценосистем, позначаючи критичний період розвитку. Він довів, що ендегенне розширення ресурсів системи та випадання зі сфери конкурентних взаємовідносин дерновинних злаків знижують стійкість і фітоценотичний бар'єр фітоценозів та зумовлюють їхнє розмикання. Одночасно формуються нові якісні характеристики екотопів, які стають преадаптованими до сприйняття інших, якісно нових за рядом віолентності біоморф. Поява останніх знімає накопичені в системі напруження і невідповідності та забезпечує формування прогресивніших ценокомплексів мозаїчного клімаксу, цілісність яких проявляється на вищому рівні організації (ландшафтному). У цей час достатньо появи відносно невеликої домішки чагарників та дерев, щоб здійснити певні зрушення в структурно-енергетичному балансі фітосистеми. Тому участь формацій чагарникових степів і заростей степових і лісових чагарників набуває вирішального значення як перспективних елементів рослинного покриву, зумовлюючи його вихід з критичного стану розвитку. З посиленням вертикальної диференціації угруповань у подальшому ході змін починає зростати роль факторів, які ніколи не були визначальними в степових фітоценозах (наприклад, тіншовитривалість) (Tkachenko, Henov, 1988; Tkachenko, 1992). У цілому спостерігаються

тенденції до мезоморфного "нівелювання" степу, які неухильно наростали з часу припинення антропогенних втручань.

За результатами зоологічних досліджень постраждала і зоокомпонента степу. Абсолютно заповідний степ заростає бур'яном, чагарниками, з часом спустошується, його покидають бабаки, ховрахи, строкатка степова, перестають гніздитися жайворонки та шеврик польовий (Navtylenko, 2017). Цілком очевидно, що під впливом існуючих режимів охорони (абсолютно заповідного) рослинність і пов'язаний з нею зооценоз зазнають настільки значної трансформації, що степові заповідники навряд чи можна розглядати як еталони вихідних, здебільшого раритетних степових фітоценозів, які стали об'єктами їхнього збереження та охорони.

Установлено також, що формування іншої за характером рослинності в умовах заповідного режиму відбуваються на відкритих мезотрофних та олігомезотрофних болотах Поліського природного заповідника (Andrienko et al., 1986). Вони виникли внаслідок припинення такого екзогенного чинника, як сінокосіння. Тут відбувається зміна рідкісних трав'яно-мохових фітоценозів: *Cariceto (lasiocarpae)–Scheuchzerietum (palustris) sphagnosum (S. cuspidatum)*, *Cariceto (limosi)–Scheuchzerietum (palustris) sphagnosum (Sphagnum cuspidatum)*, *Menyantheto (trifoliatae)–Scheuchzerietum (palustris) sphagnosum (S. palustris)*, *Scheuchzerietum (palustris) sphagnosum (S. fallax, S. flexuosum)* та ін. на чагарникові, рідколісні та лісові угруповання.

У Дунайському біосферному заповіднику в умовах абсолютного заповідання і припинення випалювання плавневої (болотної) рослинності відбувається широкомасштабна деградація як типових угруповань формації *Phragmiteta australis* та її раритетної складової, зокрема і раритетних фітоценозів формації *Cladieta marisci* (Buczek, 2005; Dubyna et al., 2006).

У заповідних урочищах Гора Біганська та Берегівське горбогір'я в умовах заповідного режиму на фоні змін клімату спостерігаються сукцесійні процеси в раритетних реліктових повстистопово-скельнодубових лісах, які за останні 40 років з часу їхнього останнього дослідження в регіоні (Stoiko, 1972) суттєво змінили фітоценотичну структуру. За цей період з їхнього деревостану деяких масивів випав, а в інших зменшує свою чисельність *Quercus petraea*, а *Tilia tomentosa* Moench

за таких сприятливих для неї кліматичних умов та встановленого режиму охорони сформувала чисті, далекі від вихідних, угруповання, де вона добре вегетативно відновлюється, має тенденцію до розширення площ, проникає у навколишні угруповання.

У заповідному масиві "Долина нарцисів" (Карпатський біосферний заповідник) у результаті нерегулярного (або недостатнього) викошування травостою в раритетних лучних угрупованнях з домінуванням *Narcissus angustifolius* Curt. спостерігається збільшення чисельності видів різнотрав'я. Має місце їхнє домінування, насамперед *Filipendula denudata* (J.Presl & C.Presl) Fritsch, *Sanguisorba officinalis* L., *Betonica officinalis* L., *Ranunculus acris* L. Припинення викошування травостою цих лук, зокрема в причагарникових смугах, сприяло розширенню площ чагарникової рослинності, переважно *Pruneta spinosae* (на підвищеннях), та вербняків із *Salix cinerea* (у зниженнях). Очевидним є, що припинення структурного розвитку цих заповідних фітоценозів у напрямку клімаксової стадії саморозвитку стає можливим лише за умови проведення періодичного викошування за обраною технологічною схемою комплексного регулювання та ренатуралізації природних умов, яка поряд із викошуванням передбачає і помірне випасання, пали, обмеження розвитку кущів тощо (Ustymenko et al., 2007; Ustymenko, 2017).

Варто зазначити, що певна частка раритетних угруповань на природно-заповідних територіях з абсолютно-заповідним режимом охорони несе відбиток минулих антропогенних втручань. Тому вони здебільшого є неповночленими, що знижує потенціал природної саморегуляції та можливість спонтанного розвитку фітоценозу.

## Висновки

Останнім часом унаслідок різних форм антропогенного впливу на раритетні угруповання рослинного покриву України в їхній фітоценотичній структурі майже усіх типів рослинності відбулися істотні кількісні та якісні зміни, що вплинули на загальний стан раритетних фітоценозів. Виявлено, що більшість основних загроз такому фітоценорізноманіттю характерна для всієї території України. Лише незначна їхня кількість має вузькорегіональний характер, або вплив у межах певного типу екосистем (рубки лісу, біозабруднення). Особливо слід відзначити, що

фрагментація екосистем, урбанізація та рекреація, які за своєю сутністю є локальними, набувають нині значних обсягів і можуть розглядатися як широкомасштабні.

Збереження раритетної фітоценотичної різноманітності є одним із пріоритетних завдань у питанні охорони біорізноманіття. Їхня реалізація потребує переходу до таких засад, як застосування системи привентивних/профілактичних і прямих засобів і режимів збереження залежно від типу рослинності та гомеостазу угруповань.

У керуванні трав'яними фітоценозами на природно-заповідних територіях з режимом суворої охорони не варто покладатися на природну здатність їх до саморегулювання в автогенезі, оскільки у критичний період саморозвитку відсутність поряд біотично усталених фітоценозів (похідних, серійних, типових) може позбавити їх джерел поповнення втраченого різноманіття і призвести до незворотних втрат еталонних якостей. Тому на заповідних ділянках необхідно зберігати всі рівні динамічної та ценотичної організації фітоценозів, серед яких автоклімаксові ценокомплекси повинні займати лише певну частину заповідного масиву. Через неможливість створення універсального режиму, оптимального для всіх складових екосистем, у менеджменті основну увагу треба приділяти оптимізації їхньої провідної ланки – фітоценозу. Для досягнення всіх рівнів біотичної організації фітосистем треба керуватися принципом їхньої еволюційної адаптації до комплексної дії групи факторів, які профілювали відповідні фітоценоструктури в минулому (випас, викошування, пали) (Tkachenko, 1992; Didukh, 2014).

У зв'язку з викладеним вище, виникла необхідність внесення змін до низки природо-охоронних документів стосовно використання різних форм режимів збереження у природно-заповідних об'єктах суворої охорони, які доцільно застосовувати як регуляторні заходи до природних екосистем з ознаками резерватогенної деструкції та прогресуючими втратами зонального фітоценотичного та біотичного різноманіття.

Отже, в Україні на зміну парадигми "абсолютної заповідності" має прийти парадигма "регульованої заповідності", яка передбачає поєднання пасивних і активних методів збереження екосистем. Бездіяльність у цьому напрямку призведе до знищення унікальних, рідкісних і зникаючих природних комплексів.

## Подяки

Робота виконана за фінансової підтримки Мін-природи України.

## СПИСОК ПОСИЛАНЬ

- Andrienko T.L., Popovich S.Yu., Shelyag-Sosonko Yu.R. 1986. *Poleskii gosudarstvennyi zapovednik Rastitelnyi mir*. Kiev: Naukova Dumka, 208 pp. [Андриенко Т.Л., Попович С.Ю., Шеляг-Сосонко Ю.Р. 1986. *Полесский государственный заповедник. Растительный мир*. Киев: Наукова думка, 208 с.]
- Buczek A. 2005. *Siedliskowe uwarunkowania, ekologia, zasoby i ochrona kłoci wiechowatej Cladium mariscus (L.) Pohl. w makroregionie. Acta Agrophysica 129*. Lublin: Drukarnia ALF-GRAF, 127 pp.
- Chervona knyha Ukrainy. Roslynniy svit*. 2009. Ed. Ya.P. Didukh. Kyiv: Globalkonsalting, 912 pp. [Червона книга України. Рослинний світ. 2009. За ред. Я.П. Дідуха. Київ: Глобалконсалтинг, 912 с.]
- Didukh Ya.P. 2010. *Ukrainian Botanical Journal*, 67(3): 321–343. [Дідух Я.П. 2010. Якими будуть наші ліси? *Український ботанічний журнал*, 67(3): 321–343].
- Didukh Ya.P. 2014. *Zapovidna sprava*, 20(1): 5–8. [Дідух Я.П. 2014. Заповідники України: якими їм бути? *Заповідна справа*, 20(1): 5–8].
- Didukh Ya.P. 2017. In: *Zapovidna sprava v Ukraini: absolutna zapovidnist chy yevropeiska model harmonii liudynu i pryrody?* Lviv: Tysa, pp. 44–51. [Дідух Я.П. 2017. Основні наукові принципи та критерії формування та оцінки заповідних об'єктів. У зб.: *Заповідна справа в Україні: абсолютна заповідність чи європейська модель гармонії людини і природи?* Львів: Тиса, с. 44–51].
- Dubyna D.V., Shelyag-Sosonko Yu.R. 1989. *Plavni Prichernomor'ia*. Kiev: Naukova Dumka, 272 pp. [Дубина Д.В., Шеляг-Сосонко Ю.Р. 1989. *Плавни Причорномор'я*. Киев: Наукова думка, 272 с.]
- Dubyna D.V., Shelyag-Sosonko Yu.R., Zhmud O.I., Zhmud M.Ye., Dvoretzkyi T.V., Dziuba T.P., Tymoshenko P.A. 2003. *Dunaiskyi biosfernyi zapovidnyk. Roslynniy svit*. Kyiv: Fitosotsiotsentr, 459 pp. [Дубина Д.В., Шеляг-Сосонко Ю.Р., Жмуд О.І., Жмуд М.Є., Дворецький Т.В., Дзюба Т.П., Тимошенко П.А. 2003. *Дунайський біосферний заповідник. Рослинний світ*. Київ: Фітосоціоцентр, 459 с.]
- Hamor F.D. 2017. In: *Zapovidna sprava v Ukraini: absolutna zapovidnist chy yevropeiska model harmonii liudynu i pryrody?* Lviv: Tysa, pp. 67–70. [Гамор Ф.Д. 2017. Про зміну парадигми у заповідній справі України. У зб.: *Заповідна справа в Україні: абсолютна заповідність чи європейська модель гармонії людини і природи?* Львів: Тиса, с. 67–70].
- Havrylenko V.S. 2017. In: *Zapovidna sprava v Ukraini: absolutna zapovidnist chy yevropeiska model harmonii liudynu i pryrody?* Lviv: Tysa, pp. 56–59. [Гавриленко В.С. 2017. Абсолютна заповідність там, де її не може бути, або дещо про теорію і практику В. Борейка. У зб.: *Заповідна справа в Україні: абсолютна заповідність чи європейська модель гармонії людини і природи?* Львів: Тиса, с. 56–59].
- Kuzyarin O.T. 2008. *Zaplavna roslynnist baseinu verkhiv'ia Zakhidnoho Buhu: ekolohe-tsenotychna struktura, dynamichni tendentsii, okhrona*: Cand. Sci. Diss. Abstract. Kyiv, M.G. Kholodny Institute of Botany, NASU, 20 pp. [Кузярін О.Т. 2008. *Заплавна рослинність басейну верхів'я Західного Бугу: еколого-ценотична структура, динамічні тенденції, охорона*: автореф. дис. ... канд. біол. наук: спец. 03.00.05 "Ботаніка". Київ, Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, 20 с.]
- Kuzyarin O.T., Kahalo A.A. 1991. In: *Aktualni problemy yuvchennia fitobioty Zakhidnykh rehioniv Ukrainy: vidkr. konferentsiia mol. botanikiv m. Lvova*. Lviv, pp. 62–66. [Кузярін О.Т., Кагалю А.А. 1991. Ландшафтно-екологічні закономірності просторової структури рослинного покриву Колтівської улоговини (північно-західне Поділля, УРСР. У зб.: *Актуальні проблеми вивчення фітобіоти Західних регіонів України: відкрита конференція молодих ботаніків м. Львова (2–5 квітня 1990 р.)*. Львів, с. 62–66].
- Mirkin B.M., Naumova L.G. 2012. *Sovremennoe sostoianie osnovnykh kontseptsii nauki o rastitelnosti*. Ufa: Gilem, 488 pp. [Миркин Б.М., Наумова Л.Г. 2012. *Современное состояние основных концепций науки о растительности*. Уфа: Гилем, 488 с.]
- Mosyakin S., Fedoronchuk M. 1999. *Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist*. Kiev, xxiii+345 pp.
- Popovych S.Yu. 2002. *Synfitosozolohiia lisiv Ukrainy*. Kyiv: Akadempriodyka, 228 pp. [Попович С.Ю. 2002. *Синфітосозологія лісів України*. Київ: Академперіодика, 228 с.]
- Prodromus rastitelnosti Ukrainy*. 1991. Eds Yu.R. Shelyag-Sosonko, Ya.P. Didukh, D.V. Dubyna. Kiev: Naukova Dumka, 272 pp. [Продромус растительности Украины. 1991. Ред. Ю.Р. Шеляг-Сосонко, Я.П. Дідух, Д.В. Дубина. Киев: Наукова думка, 272 с.]
- Protopopova V.V., Mosyakin S.L., Shevera M.V. 2003. In: *Otsinka i napryamku zmenshennya zahroz bioriznomanitnyu Ukrainy*. Kyiv: Khimdzhest, pp. 129–155. [Протопопова В.В., Мосякін С.Л., Шевера М.В. 2003. Вплив адвентивних видів рослин на фітобіоту України. В кн.: *Оцінка і напрямки зменшення загроз біорізноманіттю України*. Київ: Хімджест, с. 129–155].
- Ralo V.M. 2012. *Roslynniy pokryv Verkhobuzkogo gorbohirnogo pasma*. [Рало В.М. *Рослинний покрив Верховобузького горбогірного пасма*, 2012]. Available at: <http://florawestbug.com.ua> (Accessed 30 December 2016).
- Shelyag-Sosonko Yu., Movchan Ya., Vakarenko L., Dubyna D. 2002. *Visnyk Natsionalnoyi akademii nauk Ukrayiny*, 2: 5–14. [Шеляг-Сосонко Ю., Мовчан Я., Вакаренко Л., Дубина Д. 2002. Як відновити баланс екосистеми? *Вісник Національної академії наук України*, 2: 5–14].
- Stetsenko M.P. 2017. In: *Zapovidna sprava v Ukraini: absolutna zapovidnist chy yevropeiska model harmonii liudynu i pryrody?* Lviv: Tysa, pp. 67–70. [Стеценко М.П. 2017. Заповідна справа України в контексті європейського екологічного дискурсу. У зб.: *Заповідна справа в Україні: абсолютна заповідність чи*

- європейська модель гармонії людини і природи? Львів: Тиса, с. 67–70].
- Stojko S.M., Milkina L.I., Yashchenko P.T., Kahalo O.O. 1998. *Rarytetni fitosenozy zachidnykh rehioniv Ukrainy (rehionalna "Zelena knyha")*. Lviv: Polli, 190 pp. [Стойко С.М., Мілкіна Л.І., Ященко П.Т., Кагало О.О. 1998. *Раритетні фітоценози західних регіонів України (регіональна "Зелена книга")*. Львів: Поллі, 190 с.].
- Stojko S.M. 1972. *Pryrodne poshyrennia lypu pukhnastoi (Tilia tomentosa Moench.) v Ukrainykykh Karpatakh ta yii okhорona: tezy dopov. V z'їzdu Ukrainського botanichnogo tovarystva*. Uzhhorod, pp. 144–145. [Стойко С.М. 1972. *Природне поширення липи пухнастої (Tilia tomentosa Moench.) в Українських Карпатах та її охорона: тези доповідей V з'їзду Українського ботанічного товариства*. Ужгород, с. 144–145].
- Stojko S.M., Sheliakh-Sosonko Yu.R. 2005. *Ukrainian Botanical Journal*, 62(5): 611–623. [Стойко С.М., Шеляг-Сосонко Ю.Р. 2005. Раритетний фітоценофонд України та концепція національної Зеленої книги. *Український ботанічний журнал*, 62(5): 611–623].
- Tkachenko V.S. 1992. *Avtohenез stepiv Ukrainy*: Dr. Sci. Diss. Abstract. Kyiv, M.G. Kholodny Institute of Botany, NASU, 41 pp. [Ткаченко В.С. 1992. *Автогенез степів України*: автореф. дис. ... д-ра біол. наук: спец. 03.00.05 "Ботаніка". Київ, Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, 41 с.].
- Tkachenko V.S., Henov A.P. 1988. *Ukrainian Botanical Journal*, 45(4): 27–32. [Ткаченко В.С., Генів А.П. 1988. Резерватні зміни рослинності на абсолютно заповідній ділянці Хомутовського степу (УРСР). *Український ботанічний журнал*, 45(4): 27–32].
- Ustylenko P.M. 2017. In: *Okhорona, zberezhennia ta vidtvorennia bioriznomanittia v umovakh mehapolisu: materialy mizhnarodnoyi naukovo-praktychnoyi konferentsii, prysviachenoyi 10-richchiu stvorennia natsionalnogo pryrodnoho parku "Holosiivskiy"* (Kyiv, 7–8 veresnia 2017 r.). Kharkiv: Disa Plus, pp. 256–263. [Устименко П.М. 2017. Абсолютна заповідність як загроза раритетним угрупованням з *Narcissus angustifolius* Curt у заповідному масиві "Долина нарцисів" (Карпатський біосферний заповідник). У зб.: *Охорона, збереження та відтворення біорізноманіття в умовах мегаполісу: матеріали міжнародної науково-практичної конференції, присвяченої 10-річчю створення національного природного парку "Голосіївський"* (Київ, 7–8 вересня 2017 р.). Харків: Діса Плюс, с. 256–263].
- Ustylenko P.M., Dubyna D.V. 2015a. *Ukrainian Botanical Journal*, 72(2): 103–115. [Устименко П.М., Дубина Д.В. 2015а. Кодекс фітоценотаксономічної номенклатури (проект). *Український ботанічний журнал*, 72(2): 103–115]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj72.02.103>
- Ustylenko P.M., Dubyna D.V. 2015b. *Ukrainian Botanical Journal*, 72(4): 303–309. [Устименко П.М., Дубина Д.В. 2015б. Ключові території перспективної екомережі Лісостепу України: основні загрози раритетній фітоценорізноманітності. *Український ботанічний журнал*, 72(4): 303–309]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj72.04.303>
- Ustylenko P.M., Dubyna D.V., Felbaba-Klushyna L.M. 2015. *Roslynnist verkhivya dolyny Tysy (Zakarpatska oblast): suchasny stan, fitocenoriznomanitnist, antropogenna transformaciya, oхорona*. Uzhgorod: TOV "IVA", 128 pp. [Устименко П.М., Дубина Д.В., Фельбаба-Клушина Л.М. 2015. *Рослинність верхів'я долини Тиси (Закарпатська область): сучасний стан, фітоценорізноманітність, антропогенна трансформація, охорона*. Ужгород: ТОВ "ІВА", 128 с.].
- Ustylenko P.M., Dubyna D.V., Namor F.D. 2007. *Ukrainian Botanical Journal*, 64(2): 195–205. [Устименко П.М., Дубина Д.В., Гамор Ф.Д. 2007. Рослинність заповідного масиву "Долина нарцисів": сучасний стан та динамічні тенденції. *Український ботанічний журнал*, 64(2): 195–205].
- Ustylenko P.M., Dubyna D.V., Movchan Ya.I., Davydov D.A., Yakubenko V.Ye. 2018. *Rarytetnyi fitosenofond Lisostepu Ukrainy v konteksti formuvannia ekomerezhi: monohrafiya*. Kyiv: Lira-K, 524 pp. [Устименко П.М., Дубина Д.В., Мовчан Я.І., Давидов Д.А., Якубенко В.Є. 2018. *Раритетний фітоценофонд Лісостепу України в контексті формування екомережі: монографія*. Київ: Ліра-К, 524 с.].
- Zelena knyha Ukrainy*. 2009. Ed. Ya.P. Didukh. Kyiv: Alterpress, 448 pp. [Зелена книга України. За ред. Я.П. Дідуха. Київ: Альтерпрес, 448 с.].
- Zelena kniga Ukrainkoï SSR: Redkie ischezaiushchie i tipichnye nuzhdaiushchiesia v okhrane rastitelnye soobshchestva*. 1987. Ed. Yu.R. Shelyag-Sosonko. Kiev: Naukova Dumka, 216 pp. [Зеленая книга Украинской ССР: Редкие, исчезающие и типичные, нуждающиеся в охране, растительные сообщества. 1987. Под общ. ред. Ю.Р. Шеляга-Сосонка. Киев: Наукова думка, 216 с.].

Рекомендує до друку Я.П. Дідух



## First records of *Puccinia bornmuelleri* (*Pucciniales*) in Ukraine

Yuri Ya. TYKHONENKO, Vera P. HAYOVA

M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine  
2 Tereshchenkivska Str., Kyiv 01004, Ukraine  
[yu.ya.tykhonenko@gmail.com](mailto:yu.ya.tykhonenko@gmail.com)

Tykhonenko Yu.Ya., Hayova V.P. 2019. **First records of *Puccinia bornmuelleri* (*Pucciniales*) in Ukraine.** *Ukrainian Botanical Journal*, 76(5): 445–450.

**Abstract.** A new for Ukraine rust fungus *Puccinia bornmuelleri* was recorded on *Levisticum officinale* in garden plots of two villages in Kyiv Region, Ukraine in June 2019. This fungus was first collected by J. Bornmüller in Iran in 1892 and described by P. Magnus in 1899. Until the end of the 20<sup>th</sup> century the species has been reported exclusively from Iran and Afghanistan, but from 2000 onwards it has been found in several countries in Central Europe. By now *P. bornmuelleri* is known in Austria, the Czech Republic, Finland, Germany, Hungary, the Netherlands, Poland, Romania and Ukraine (current report). The recent spread of this fungus in Europe may have been accelerated by the ongoing climate change. Data on restricted distribution of *P. bornmuelleri* before the 21<sup>st</sup> century give evidence in favor of the hypothesis that the natural range of *L. officinale* is confined to Iran and Afghanistan. Examination by SEM revealed that echinulations of the wall surface of urediniospores are restricted mainly to their apical parts. In addition to already known phenological data, freshly emerged spermogonia and primary uredinia were observed in the first decade of September on the late summer offshoots of lovage. This phenomenon implies the possibility of teliospores germination without overwintering since spermogonia can only originate from basidiospores infection. The article is illustrated by original micrographs obtained using light and scanning electron microscopy.

**Keywords:** distribution, *Levisticum officinale*, morphology, phenology, rust fungi

Submitted 23 September 2019. Published 31 October 2019

Тихоненко Ю.Я., Гайова В.П. 2019. **Перші знахідки *Puccinia bornmuelleri* (*Pucciniales*) в Україні.** *Український ботанічний журнал*, 76(5): 445–450.

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України  
вул. Терещенківська 2, Київ 01004, Україна

**Реферат.** Новий для України іржастий гриб *Puccinia bornmuelleri* був зареєстрований на *Levisticum officinale* на садових ділянках у двох селах Київської області у червні 2019 року. Цей гриб вперше був зібраний Й. Борнмюллером у 1892 році на території Ірану і описаний П. Магнусом у 1899 році. До кінця 20-го століття він був відомий лише з Ірану та Афганістану, але з 2000 року він відмічається в Центральній Європі. На сьогодні цей гриб зареєстрований в Австрії, Нідерландах, Німеччині, Польщі, Румунії, Угорщині, Україні (це повідомлення), Фінляндії та Чехії. Очевидно, недавня поява цього виду в Європі пов'язана зі змінами клімату. Дані про поширення *P. bornmuelleri* до 21-го століття свідчать на користь гіпотези, що природний ареал *L. officinale* обмежується територією Ірану та Афганістану. Дослідження під сканувальним електронним мікроскопом виявили, що шипики на поверхні урединіоспор розташовані переважно у їхній верхній частині. Відмічена цікава фенологічна особливість гриба, а саме розвиток молодих спермогоніїв і первинних урединіїв у першій декаді вересня, що свідчить про здатність теліоспор проростати без періоду зимового спокою, оскільки спермогонії можуть розвиватися лише після зараження рослини базидіоспорами. Стаття ілюстрована оригінальними мікрофотографіями, отриманими за допомогою світлового і сканувального електронного мікроскопів.

**Ключові слова:** іржасті гриби, морфологія, поширення, фенологія, *Levisticum officinale*

## Introduction

*Puccinia bornmuelleri* Magnus parasitizes *Levisticum officinale* W.D.J. Koch which is currently a single species in the genus *Levisticum* Hill. The fungus was first collected by J. Bornmüller on *L. persicum* Freyn & Bornm. (= *L. officinale*) in Persia (now Iran) in 1892 and later was described by P. Magnus (1899). After that, the species was not observed elsewhere until 1962, when it was recorded in Afghanistan (Petraik, 1966). Thus by the end of the 20<sup>th</sup> century, *P. bornmuelleri* was only known from these two countries. However, starting from 2000 onwards, the fungus has been observed in several countries within Central Europe. At first, in 2000 it was reported in Romania (Tănase et al., 2007), then since 2006 – in the Czech Republic (Müller, Šafránková, 2007) and Poland (Wołczańska, Wójciak, 2010), since 2007 – in Austria (Plenk, Bedlan, 2009; Riegler-Hager, 2011) and 2010 – in Germany (Ruske, Dörfeld, 2011). In 2017 the fungus was found in the Netherlands (Boomsliuter, 2018). Moreover, images of the infected leaves and fungal spores from additional two countries are currently available on the internet: from Finland (<https://aphidcluster.tumblr.com/post/146318476191/puccinia-bornmuelleri-rust-fungus-on-lovage/amp>) and Hungary (e.g. Plant Parasites of Europe, 2001–2019).

The aim of this publication is to report the first records of *P. bornmuelleri* in Ukraine and to provide some data on its morphology and life cycle.

## Materials and methods

Infected leaves of *L. officinale* were collected in garden plots in Bodenky and Dudarkiv villages (Kyiv Region, Ukraine). The specimens were studied under a dissecting microscope, labelled and dried for further treatment. Uredinio- and teliospores mounted in water or lactic acid were examined by light microscopy. Photomicrographs were taken under a Primo Star microscope, Canon A300 digital camera and AxioVision 4.7 software, used as well for measurements of microstructures. For scanning electron microscopy, samples were covered with an ultrathin coating of gold by ion beam sputtering unit JFC-1100. Images were obtained by a scanning electron microscope JEOL JSM-6060 LA.

The specimens are deposited in the Mycological Herbarium of the M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine (KW-M).

## Results and discussion

Epiphytotic development of rust disease of lovage was recorded in June–September 2019 in two districts of Kyiv Region. Morphological features of uredinial and telial stages of the collected specimens match those of *P. bornmuelleri*. A diagnosis and original illustrations of the species, data on its morphology and phenology are provided below.

*Puccinia bornmuelleri* Magnus, *Verh. K. K. Zool.-Bot. Ges. Wien* 49: 94. 1899.

Spermogonia mainly hypophyllous on discoloured spots with slightly raised margins, honey-yellow, submerged, spherical or slightly flattened, 100–140 µm in diameter (Fig. 1, B, C). Primary uredinia (uredinoid aecia in ontogenetic terms) mostly hypophyllous, first appear as surrounding spermogonia, and later directly below them, 1.5–3 mm in diameter, round, usually confluent into lesions of up to 4 mm long causing deformation of host tissue, cinnamon brown, pulverulent. Secondary uredinia develop as a result of re-infection by urediniospores, usually smaller than primary ones and cause less deformation of host tissue (Fig. 1, A). Urediniospores broadly ellipsoidal, broadly obovate to spherical, often tapered or rounded in the basal part, 29–35 × 23–26 µm, light brown wall, about 2 µm thick, thickened to 4–5 µm at the top, spiny; the spines decrease from the apex downward, so that the base of the spore is almost bald (Fig. 1, D; 2, A–C); germ pores 2–3, equatorial. Telia arise from both primary and secondary uredinia, round, 0.25–1.0 mm, black-brown (Fig. 1, A), sometimes confluent, on petioles up to 8 mm long. Teliospores clavate, ellipsoid to almost oblong, 35–44 × 20–26 µm, slightly constricted at the septum, downward tapered or rounded, covered with undulate ridges, chestnut-brown, germ pore of the upper cell apical, without or with a flat papilla, in the lower cell in its lower third; pedicel short, colorless, spores deciduous (Fig. 1, E, F; 2, D–F).

**Distribution in Ukraine.** On *Levisticum officinale* W.D.J.Koch: Kyiv Region, Vyshhorod District, Bodenky village, garden plot, 50°50' N, 30°43' E, 14.06.2019 (KW-M71268), 15.06.2019 (KW-M71269), 21.06.2019 (KW-M71272), 28.06.2019 (KW-M71273), 02.07.2019 (KW-M71274), 09.07.2019 (KW-M71275), 23.07.2019 (KW-M71276), 07.08.2019 (KW-M71278), 07.09.2019 (KW-M71279), 08.09.2019 (KW-M71280), leg. Yu.Ya. Tykhonenko; Boryspil District, Dudarkiv village, garden plot, 50°26' N, 30°56' E, 19.06.2019 (KW-M71270, KW-M71271), 03.08.2019 (KW-M71277), 20.09.2019 (KW-M71281), leg. V.P. Hayova.



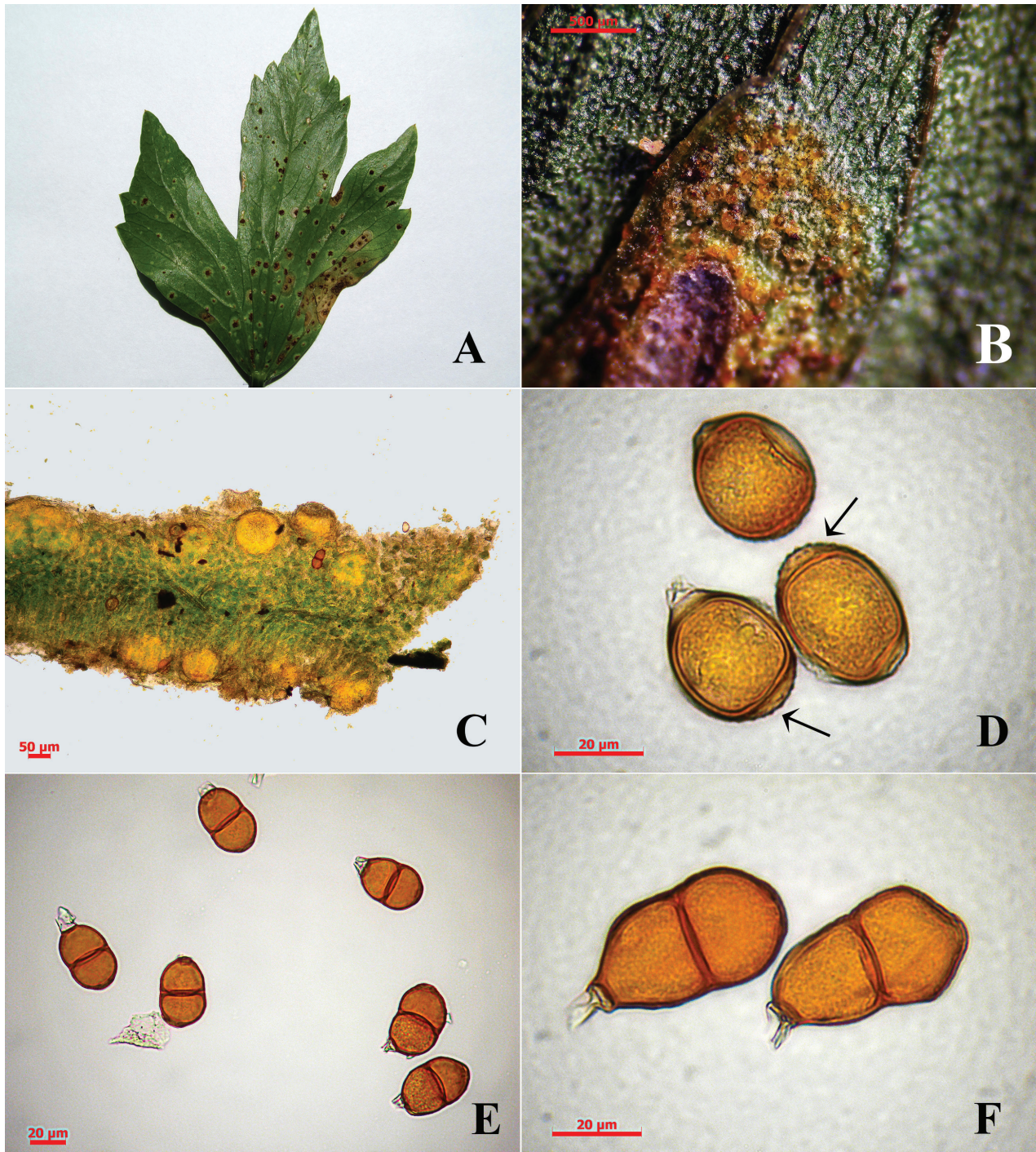


Fig. 1. *Puccinia bornmuelleri* on *Levisticum officinale* (LM). A: habit of uredinia and telia on abaxial surface of leaf. B: spermogonia on underside of leaf collected 07.09.2019; C: cross-section of spermogonia; D: urediniospores. Note equatorial germ pore in upper urediniospore and thicker-walled echinulate apical part in each of the other two urediniospores (arrows); E: general view of teliospores; F: two teliospores with pedicel remnants. Note wall ornamentation with undulate ridges and apical germ pore of the upper cell in the teliospore on the right. Bars: 500  $\mu\text{m}$  (B), 50  $\mu\text{m}$  (C), 20  $\mu\text{m}$  (D–F)

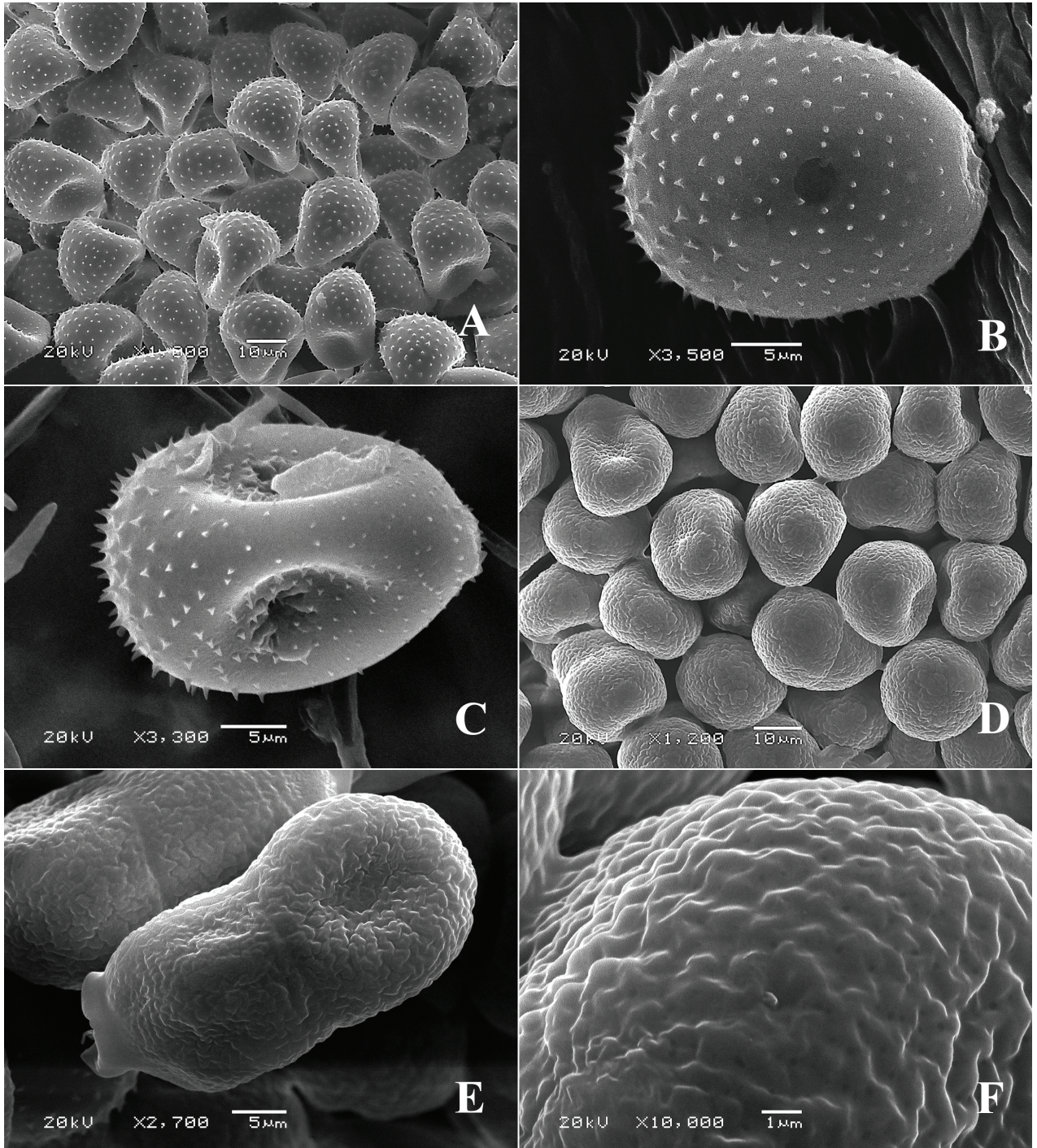


Fig. 2. *Puccinia bornmuelleri* on *Levisticum officinale* (SEM). A: urediniospores inside uredinium; B, C: urediniospores with one equatorial germ pore visible (B) and two germ pores (C). Note more echinulate apical part and almost smooth basal part of urediniospores. D: teliospores inside telium; E: two-celled teliospore with remnants of short pedicel; F: wall ornamentation of teliospore. Bars: 10  $\mu\text{m}$  (A, D), 5  $\mu\text{m}$  (B, C, E), 1  $\mu\text{m}$  (F)

**General distribution.** *Europe:* Austria, Czech Republic, Finland, Germany, Hungary, the Netherlands, Poland, Romania, Ukraine. *Asia:* Afghanistan, Iran.

*Puccinia bornmuelleri* is a brachycyclic autoecious species confined to *L. officinale*. Brachycyclic species of *Puccinia* parasitizing plants of the *Apiaceae* family, apart from the same type of their life cycle, possess some common morphological features. Their urediniospores have three equatorial germ pores and a cell wall thickened at the apex, while teliospore surface is glabrous, verrucose or covered with ridges, in contrast to reticulate-pitted wall ornamentation of teliospores in macrocyclic species of *Puccinia* on *Apiaceae*. By these features *P. bornmuelleri* undoubtedly belongs to the former group. However, species of these two groups of *Puccinia* may have urediniospores with similar ornamentation, for example not uniformly echinulate wall surface. As shown by our study under SEM, urediniospores in *P. bornmuelleri* are lacking spines on their basal regions (Fig. 2, B, C). Therefore they are somewhat similar in their wall ornamentation to those of *P. conii* (F. Strauss) Fuckel, a species associated with *Conium maculatum* L. Teliospores in *P. bornmuelleri* are ornamented with undulated ridges which are most apparent under SEM (Fig. 2, E, F) and thus they also bear some resemblance to those in *P. conii*. At the same time, teliospores in *P. bornmuelleri* are quite similar in appearance to those in *P. opopanax* Ces. and *P. phymatospora* Lindr., parasitizing *Opopanax chironium* (L.) W.D.J.Koch and *Selinum silaifolium* (Jacq.) Beck, respectively. Relations between the mentioned species of fungi could be resolved properly only by molecular phylogenetic research.

The native range of the host plant, *L. officinale*, is disputed. Some sources argue that it originally comes from the eastern Mediterranean (Anderberg, Anderberg, 2000), others consider the species as native only to Iran and Afghanistan and therefore regard European populations as naturalized (Blamey, Grey-Wilson, 1989). Data on the narrow distribution range of *P. bornmuelleri* before the 21<sup>st</sup> century give evidence in favor of the latter hypothesis. The recent spread of this fungus and its range expansion across Europe, in our opinion, could be explained by the rise in the average temperature of the Earth's climate system.

In the life cycle of *P. bornmuelleri*, teliospores begin to develop a few days after urediniospores start dissemination (Dörfelt, Ruske, 2011). In our observations, abundant teliospores were also

produced very early, shortly after initial formation of urediniospores, so that telia completely replaced uredinia over a short period in summer. This might suggest that teliospores can germinate without overwintering. Moreover, we noticed freshly emerged spermogonia in the first decade of September on the late summer offshoots of lovage (Fig. 1, B, C). Occurrence of spermogonia in the life cycle of this fungus has been reported in late April–early May (Dörfelt, Ruske, 2011). Our observations in mid-September, apart from spermogonia, revealed primary uredinia on the same leaves of young shoots of the examined host plants. Development of both these stages in early autumn was probably triggered by a very dry and hot late summer in 2019 followed by low rainfall. However, since spermogonia can only originate from basidiospore infection, these observations support the hypothesis that teliospores in *P. bornmuelleri* can germinate without being exposed to freezing temperatures.

In conclusion, our study provides some previously unknown data on morphology and phenology of *P. bornmuelleri*, a newly reported rust fungus in Ukraine. Observations by SEM led to more information about surface ornamentation of urediniospores, in particular revealed not uniform wall surface of urediniospores with echinulations restricted mostly to their upper areas. Furthermore, a distinct rust fungi phenology was recorded when mature spermogonia and primary uredinia were found on the infected plants in early autumn rather than the following spring. Thus, our observations suggest that teliospores of this fungus can germinate without overwintering. Further surveys are required to gather information on the distribution and phenology of this fungus. Finally, since *P. bornmuelleri* is an autoecious species completing its life cycle on *L. officinale*, it can rapidly spread across large areas where the host plant is cultivated or naturalized.

## Acknowledgements

We are grateful to Prof. V.P. Heluta for his valuable advices and to A.V. Terebilenko, a staff member of the M.G. Kholodny Institute of Botany NASU, for her assistance in scanning electron microscopy.

## REFERENCES

- Anderberg A., Anderberg A.L. 2000. *Den virtuella floran*. Elektronisk publikation, Naturhistoriska riksmuseet, Stockholm. Available at: <http://linnaeus.nrm.se/flora/di/apia/levis/levioff.html> (Accessed 17 September 2019).

- Blamey M., Grey-Wilson C. 1989. *Illustrated Flora of Britain and Northern Europe*. London: Hodder & Stoughton, 544 pp.
- Boomsluiters M. 2018. Nieuwe soorten paddenstoelen in 2017. *Kijk op Exoten*, 23: 6.
- Dörfelt H., Ruske E. 2011. Studien zum Entwicklungszyklus des Rostpilzes *Puccinia bornmuelleri*. *Boletus*, 33(1): 35–44.
- Magnus P. 1899. J. Bornmüller. Iter Persico-turcicum 1892/93. Fungi. Pars II. Ein Beitrag zur Kenntnis der Pilze des Orients. *Verhandlungen der Kaiserlich-Königlichen zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien*, 49: 87–103.
- Müller J., Šafránková I. 2007. Occurrence of *Puccinia bornmuelleri* Magnus in the Czech Republic. *Acta Universitatis Agriculturae et Silviculturae Mendeleianae Brunensis*, 55(2): 95–98.
- Petrak F. 1966 (publ. 1968). Kleine Beiträge zur Ustilagineen- und Uredineenflora von Afghanistan und Pakistan. *Sydowia*, 20(1–6): 278–287.
- Plenk A., Bedlan G. 2009. First report of *Puccinia bornmuelleri* on *Levisticum officinale* (lovage) in Austria. *New Disease Reports*, 20: 17.
- Plant Parasites of Europe*. 2001–2019. Available at: <https://bladmineerders.nl/parasites/fungi/basidiomycota/pucciniomycotina/puccinales/pucciniaceae/puccinia/puccinia-bornmuelleri/> (Accessed 17 September 2019).
- Riegler-Hager H. 2011. Erstnachweis von *Puccinia bornmuelleri* Magnus in Kärnten. *Carinthia II*, 201/121: 383–386.
- Ruske E., Dörfelt H. 2011. *Puccinia bornmuelleri* – neu für Deutschland. *Zeitschrift für Mykologie*, 77(1): 61–70.
- Tănase C., Gjørnum H.B., Constantinescu O. 2007. *Puccinia bornmuelleri* on cultivated *Levisticum*. *Mycologia Balcanica*, 4: 75–76.
- Wołczańska A., Wójciak H. 2010. First report of *Puccinia bornmuelleri* causing rust disease of lovage in Poland. *New Disease Reports*, 21: 13.

Recommended for publication by V.P. Heluta



<https://doi.org/10.15407/ukrbotj76.05.451>

## Ступінь генетичної диференціації локальних популяцій *Schizophyllum commune* (Agaricales, Basidiomycota) південної частини Києва

Сергій М. БОЙКО

ДУ "Інститут еволюційної екології НАН України"  
вул. Академіка Лебедева 37, Київ 03143, Україна  
[bsmbio@gmail.com](mailto:bsmbio@gmail.com)

Boiko S.M. 2019. Degree of genetic differentiation of the local populations of *Schizophyllum commune* (Agaricales, Basidiomycota) in the southern part of Kyiv. *Ukrainian Botanical Journal*, 76(5): 451–457.

Institute for Evolutionary Ecology, National Academy of Sciences of Ukraine  
37 Lebedeva Str., Kyiv 03143, Ukraine

**Abstract.** Establishing genetic diversity of fungi is a fundamental issue related to the development of their conservation strategies. The data on genetic differentiation of the local populations of *Schizophyllum commune* in the southern part of Kyiv using polymorphic intracellular enzyme systems are provided. In total, fifteen allozymes were identified in three experimental populations of the fungus for four enzyme systems. It was demonstrated that heterozygote deficiency exists for most of the studied loci at the population level ( $F_{is} = 0.390$ ). The results show a high flow of genes between experimental populations ( $N_m = 7.12$ ) and a significant contribution of the *Amy2* locus to this index. A relationship between the genetic component and geographic coordinates of the samples was not established. Low level of genetic differentiation provides evidence in favor of fungal dispersal mostly by the spore mass. Thus the studied local populations belong to a single natural population.

**Keywords:** genetic diversity, loci, *Schizophyllum commune*, spatial structure

Submitted 12 June 2019. Published 31 October 2019

Бойко С.М. 2019. Ступінь генетичної диференціації локальних популяцій *Schizophyllum commune* (Agaricales, Basidiomycota) південної частини Києва. *Український ботанічний журнал*, 76(5): 451–457.

**Реферат.** Встановлення генетичного різноманіття грибів є фундаментальним завданням в розробці стратегій їхнього збереження. В статті наведено дані щодо генетичної диференціації локальних популяцій *Schizophyllum commune* південної частини м. Київ з використанням поліморфних внутрішньоклітинних ферментних систем. Загалом у трьох популяціях гриба для чотирьох ферментних систем було встановлено 15 аллозимних варіантів. Для більшості досліджених локусів спостерігається дефіцит гетерозигот на рівні локальної популяції ( $F_{is} = 0,390$ ). Отримані результати свідчать про високий потік генів між дослідженими популяціями ( $N_m = 7,12$ ) і значний внесок в цей показник локусу *Amy2*. Встановлено відсутність взаємозв'язку між генетичною компонентою та географічними координатами дослідних зразків. Низький рівень генетичної диференціації свідчить на користь основного способу розповсюдження гриба за допомогою спорових мас. Отже, досліджені локальні популяції є частинами єдиної природної популяції.

**Ключові слова:** генетичне різноманіття, локуси, просторова структура, *Schizophyllum commune*

### Вступ

Розуміння закономірностей формування генетичного різноманіття грибів та еволюційних процесів, що відбуваються, є фундаментальними завданнями, які пов'язані з розробкою стратегій їхнього збереження (Urbanelli et al., 2003). Використання молекулярних маркерів для досліджу-

ваних грибів дозволяє встановити географічну обмеженість потоку генів та причини, що її викликають (Hibbett et al., 1995; Kauserud, Schumacher, 2003). Маркерами можуть слугувати ділянки ДНК (продукти ПЛР) або білки організмів, протоколи виявлення яких вирізняються доступністю та повторюваністю (Xu, 2006; Mishra et al., 2010). На структуру популяцій впливають

© 2019 S.M. Boiko. Published by the M.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine. This is an open access article under the terms of the Creative Commons Attribution License (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>), which permits use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited

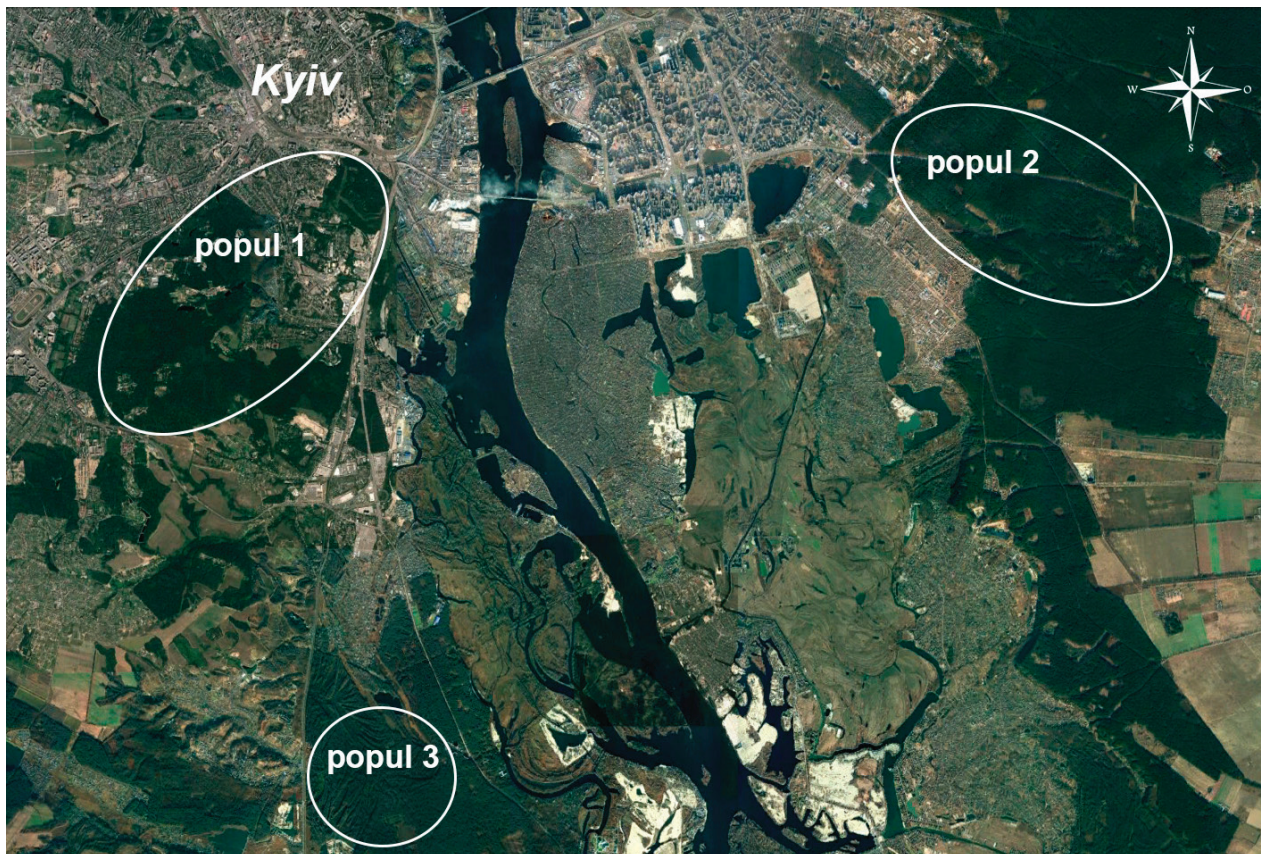


Рис. 1. Досліджені локальні популяції *Schizophyllum commune* (popul 1 – національний природний парк "Голосіївський", регіональний ландшафтний парк "Лиса гора"; popul 2 – Дарницьке лісопаркове господарство; popul 3 – Ботанічний заказник "Лісники")

Fig. 1. Experimental local populations of *Schizophyllum commune* (popul 1 – Holosiiv National Nature Park, Lysa Hora Regional Landscape Park; popul 2 – Darnytsia forest-park; popul 3 – Lisnyky Botanical Reserve)

багато факторів, у т. ч. й властива грибам система вегетативної та статевий сумісності.

Гриб-космополіт *Schizophyllum commune* Fr.:Fr. є ксилотрофом, що в більшості випадків поселяється на відмерлій чи послабленій живій деревині (Rarey, 1988). Його генетична варіабельність дозволяє виділяти субструктури у великих популяціях (James et al., 1999). Використання *S. commune* як модельного об'єкта (Ohm et al., 2010) при дослідженнях на рівні локальних популяцій надасть змогу знайти рідкі (цінні) генотипи та встановити чинники, які сприяють ізоляційному процесу з можливою подальшою інтерполяцією результатів на інші види. Дуже часто зміни, що відбуваються на локальному рівні, можуть пояснити загальні популяційні процеси. Тому метою роботи було дослідити генетичні особливості локальних популяцій *S. commune* південної

частини Києва з використанням поліморфних внутрішньоклітинних ферментних систем.

### Матеріали та методи

Об'єктом досліджень були дикаріотичні культури *S. commune*, отримані з 46 зразків базидіокарпів грибів з трьох локальних популяцій на території національного природного парку "Голосіївський" (НПП), регіонального ландшафтного парку (РЛП) "Лиса гора" (popul 1) (25 культур), Дарницького лісопаркового господарства (popul 2) (15 культур) та Ботанічного Заказника (БЗ) "Лісники" (popul 3) (6 культур) (рис. 1). Виділення чистих дикаріотичних культур здійснювали у асептичних умовах за методиками, наведеними нами раніше (Voiko, 2018).

Отриману культуру вирощували поверхнево на рідкому глюкозо-пептоному живильному

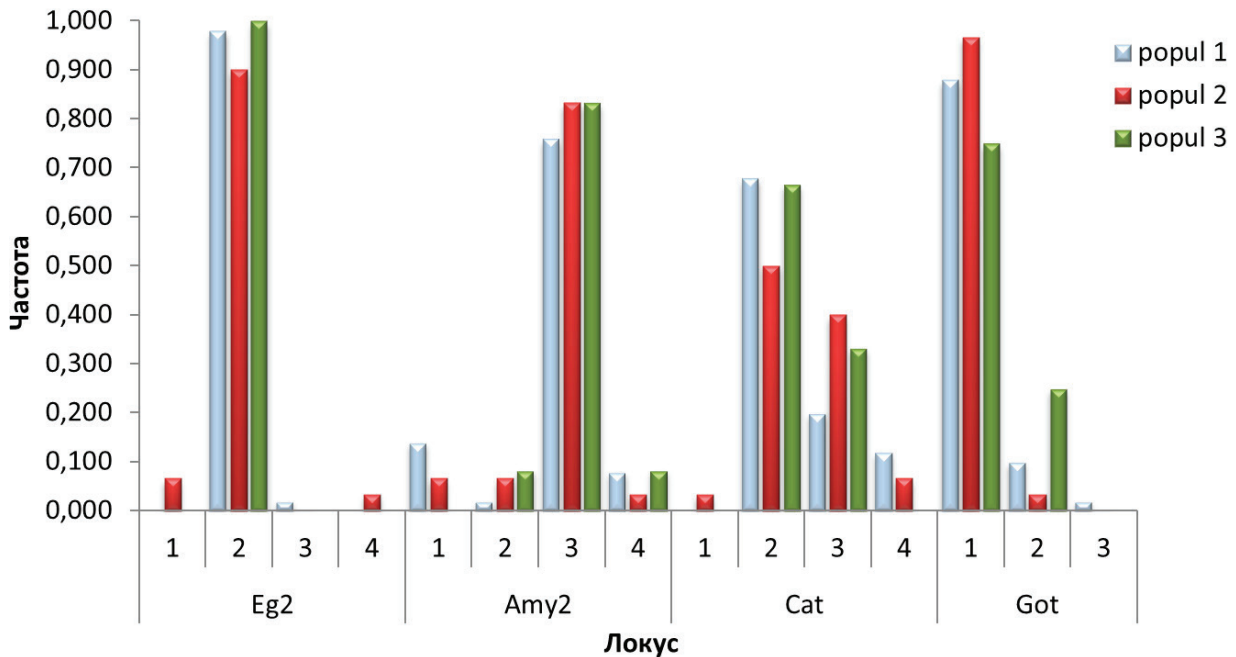


Рис. 2. Частота алелів *Schizophyllum commune* у локальних популяціях південної частини Києва

(алелі локусу Eg2: 1 –  $Eg2^{102}$ , 2 –  $Eg2^{100}$ , 3 –  $Eg2^{96}$ , 4 –  $Eg2^{93}$ ; алелі локусу Amy2: 1 –  $Amy2^{110}$ , 2 –  $Amy2^{107}$ , 3 –  $Amy2^{100}$ , 4 –  $Amy2^{95}$ ; алелі локусу Cat: 1 –  $Cat^{107}$ , 2 –  $Cat^{100}$ , 3 –  $Cat^{97}$ , 4 –  $Cat^{86}$ ; алелі локусу Got: 1 –  $Got^{100}$ , 2 –  $Got^{84}$ , 3 –  $Got^{null}$ )

Fig. 2. Alleles frequency of *Schizophyllum commune* in local populations in the southern part of Kyiv (alleles of the locus Eg2: 1 –  $Eg2^{102}$ , 2 –  $Eg2^{100}$ , 3 –  $Eg2^{96}$ , 4 –  $Eg2^{93}$ ; alleles of the locus Amy2: 1 –  $Amy2^{110}$ , 2 –  $Amy2^{107}$ , 3 –  $Amy2^{100}$ , 4 –  $Amy2^{95}$ ; alleles of the locus Cat: 1 –  $Cat^{107}$ , 2 –  $Cat^{100}$ , 3 –  $Cat^{97}$ , 4 –  $Cat^{86}$ ; alleles of the locus Got: 1 –  $Got^{100}$ , 2 –  $Got^{84}$ , 3 –  $Got^{null}$ )

середовищі,  $g \times l^{-1}$ : глюкоза – 10,0; пептон – 3,04;  $K_2HPO_4$  – 0,4;  $MgSO_4 \times 7H_2O$  – 0,5;  $ZnSO_4 \times 7H_2O$  – 0,001;  $CaCl_2$  – 0,05, яке розливали по 25 мл у колби Ерленмейера ємністю 100 мл. Культивували в живильному середовищі pH 5 за температури 28 °C упродовж 10–12 діб.

Для гістохімічних досліджень міцелій грибів попередньо тричі промивали дистильованою водою та висушували за допомогою вакуумної фільтрації, потім гомогенізували в *трис*-цитратній буферній системі та фільтрували. Концентрацію білка виміряли спектрофотометричним методом на приладі ULAB S131UV (Layne, 1957). Електрофоретичне розділення внутрішньо-клітинних білків здійснювали в 7,5- та 11,25%-му поліакриламідному гелі з використанням *трис*-гліцинової буферної системи (pH 8,3). В якості генетичних маркерів для гриба *S. commune* використовували наступні поліморфні ферментні системи (Voiko, 2015a, 2018): каталазу (CAT) (КФ 1.11.1.6), глутаматоксалоацетаттрансaminaзу (GOT) (КФ 2.6.1.1),  $\alpha$ -амілазу (AMY) (КФ 3.2.1.1), енд-

1,3(4)- $\beta$ -глюканазу (EG) (КФ 3.2.1.6) (Manchenko, 2003). Гель-документування здійснювали з використанням системи AlphaImager 2200 (Alpha Innotech), обробку електрофореграм – за допомогою програмного пакету "TotalLab TL 120".

Генетичне різноманіття популяцій характеризували за такими показниками, як: частота алелів, середнє число алелів на локус ( $A$ ), ефективне число алелів ( $A_e$ ), індекс різноманіття за Шеноном ( $I$ ), наявна та очікувана гетерозиготність ( $H_o$  та  $H_e$ ), індекс фіксації Райта, F-статистика (Nei, 1978). Проводили просторовий генетичний аналіз даних – тест Мантеля, за яким можна перевірити статистичну залежність між географічними та генетичними дистанціями (Mantel, 1967) та аналіз головних координат (PCoA), що дозволяє знаходити та будувати основні шаблони в багатоваріантному наборі даних (декілька локусів і кілька зразків) (Zuur et al., 2007). Розрахунки здійснювали за допомогою програм POPGENE32 (Yeh et al., 2000), GenAlEx 6.5 (Peakall, Smouse, 2006).

Таблиця 1. Генетична варіація досліджених локальних популяцій *Schizophyllum commune* та їхня відповідність рівнянню Харді-Вайнберга

Table 1. Genetic variation of the experimental populations of *Schizophyllum commune* and their correspondence to the Hardy-Weinberg equation

Популяція	Локус	Df	c	Значення	A	A <sub>E</sub>	I	H <sub>o</sub>	H <sub>e</sub>
popul 1	<i>Eg2</i>	1	0,010	ns	3,00	1,48	0,53	0,22	0,29
	<i>Amy2</i>	6	1,692	ns					
	<i>Cat</i>	3	22,371	***					
	<i>Got</i>	3	9,298	*					
popul 2	<i>Eg2</i>	3	15,021	**	3,25	1,53	0,54	0,17	0,29
	<i>Amy2</i>	6	0,600	ns					
	<i>Cat</i>	6	15,600	*					
	<i>Got</i>	1	0,018	ns					
popul 3	<i>Eg2</i>	мономорфний			2,00	1,45	0,44	0,13	0,30
	<i>Amy2</i>	3	0,240	ns					
	<i>Cat</i>	1	6,000	*					
	<i>Got</i>	1	1,852	ns					

Df – ступінь свободи; A – середнє число алелів на локус; A<sub>E</sub> – середнє ефективне число алелів; I – індекс різноманіття за Шеноном; наявна (H<sub>o</sub>) та очікувана (H<sub>e</sub>) гетерозиготність; ns = не суттєве. \* P < 0,05; \*\* P < 0,01; \*\*\* P < 0,001.

Таблиця 2. Індекс Фіксації Райта за алелями у локальних популяціях *Schizophyllum commune*

Table 2. Wright's fixation index for alleles in local populations of *Schizophyllum commune*

Популяція	Локус			
	<i>Eg2</i>	<i>Amy2</i>	<i>Cat</i>	<i>Got</i>
popul 1	-0,0204	0,0909	0,4205	0,0706
popul 2	0,6386	-0,1278	0,6578	-0,0345
popul 3	–	-0,1429	1,0000	0,5556
Загалом	0,4831	0,0193	0,5887	0,2232

Таблиця 3. Структура локальних популяцій *Schizophyllum commune* за F-статистикою

Table 3. Structure of local populations of *Schizophyllum commune* by F-statistics

Локус	F <sub>is</sub>	F <sub>it</sub>	F <sub>st</sub>	N <sub>m</sub>
<i>Eg2</i>	0,523	0,542	0,039	6,127
<i>Amy2</i>	-0,044	-0,026	0,017	14,365
<i>Cat</i>	0,683	0,693	0,031	7,742
<i>Got</i>	0,338	0,384	0,069	3,362
Середнє	0,390	0,411	0,034	7,120

## Результати та обговорення

Загалом у трьох досліджених локальних популяціях гриба *S. commune* південної частини Києва для чотирьох ферментних систем було встановлено 15 алозимних варіантів. Домінуючі алелі в різних популяціях співпадали, проте їхні частоти коливалися (рис. 2).

Так, для локусу *Eg2* частота алеля *Eg2*<sup>100</sup> має найвищий показник, що коливається в межах 0,9–1,0. Для алеля *Got*<sup>100</sup> він становив 0,75–0,97. Такі високі показники за наявності загальної поліморфності локусу, на нашу думку, можуть свідчити про присутність чинників, що впливають на розповсюдження генотипу. Частково це підтверджується порушеннями рівняння Харді-Вайнберга для деяких алелів (табл. 1).



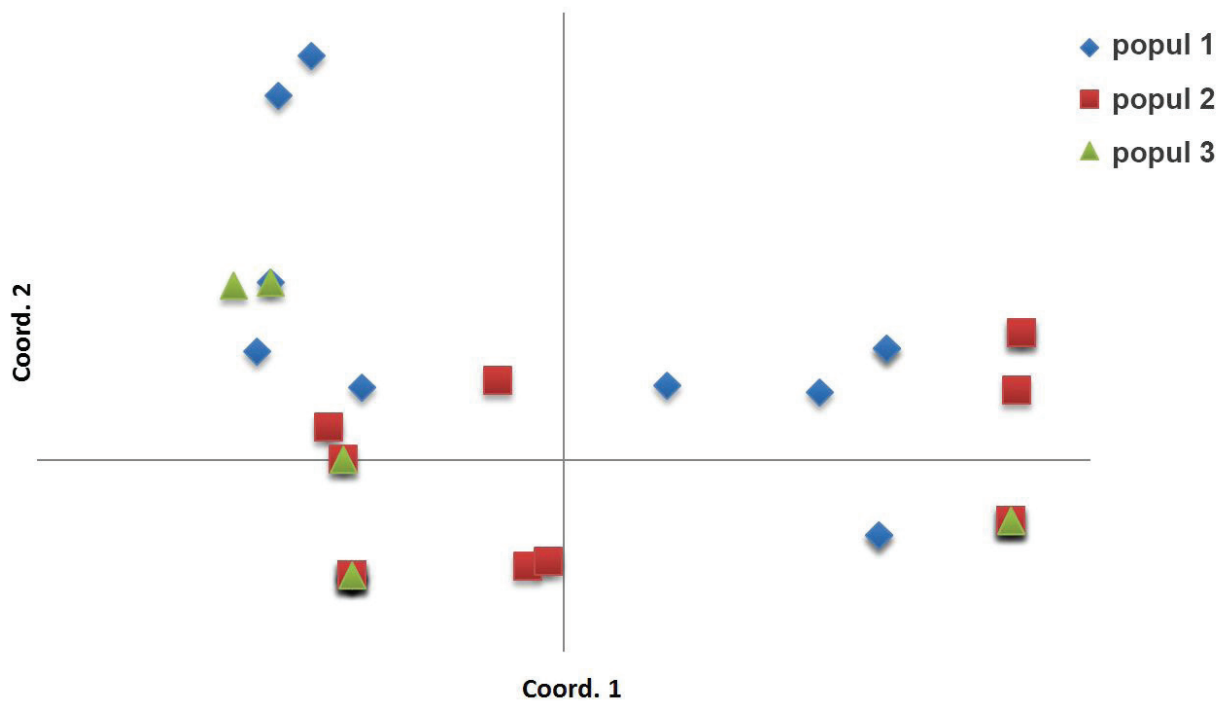


Рис. 3. Положення зразків *Schizophyllum commune* у просторі перших двох головних координат  
 Fig. 3. Location of the *Schizophyllum commune* samples within the space of the first two principal coordinates

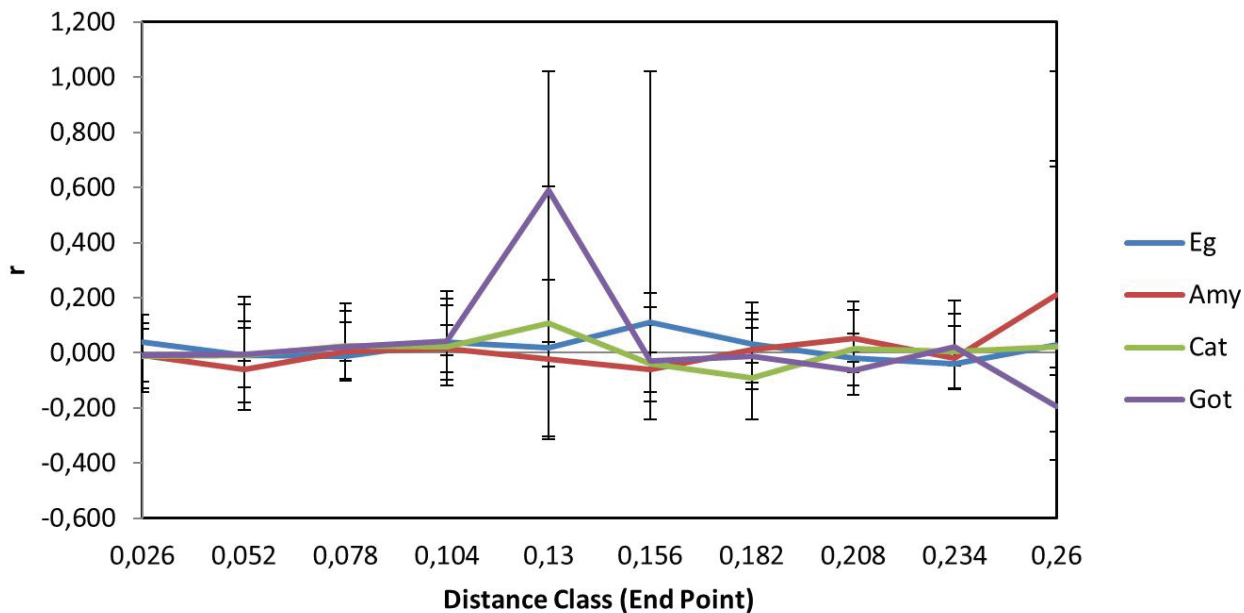


Рис. 4. Корелограми локусів *Schizophyllum commune*  
 Fig. 4. Correlograms of *Schizophyllum commune* loci

За середнім числом алелів на локус та індексом різноманіття  $ropul\ 3$  значно поступається іншим, однак внесок середнього числа алелів у алельне різноманіття (1,45) знаходиться на рівні з  $ropul\ 1$  (1,48). Загальним для всіх досліджених популяцій був значний дефіцит гетерозигот, особливо для  $ropul\ 3$ . Найбільший дефіцит гетерозигот у всіх локальних популяціях спостерігається за локусом *Cat*, у  $ropul\ 2$  за локусом *Eg2* та *Got* у  $ropul\ 3$  (табл. 2).

Найбільш збалансованим є локус *Amy2*. Подібні показники генетичної варіації характерні для популяції грибів урочища Феофанія (Boiko, 2018), але в ній, на відміну, спостерігається надлишок гетерозигот за локусами *Amy2* та *Got*. Визначення генетичної віддаленості між дослідними популяціями проводили за допомогою F статистики (табл. 3).

Встановлено, що для більшості досліджених локусів *S. commune* спостерігається дефіцит гетерозигот на рівні локальної популяції ( $F_{is} = 0.390$ ). У сукупній вибірці популяцій окремих базидіокарп виявляє 41,1% дефіциту гетерозигот виду в цілому. В дослідних популяціях ступінь диференціації генів за частотами алелей є низьким, і це вказує на те, що 96,6% усього генетичного різноманіття знаходиться всередині кожної популяції. Отримані дані свідчать про достатньо високий потік генів у досліджених популяціях ( $N_m = 7,12$ ) і значний внесок у цей показник локусу *Amy2*. Низьке генетичне різноманіття та високий потік генів спостерігається в популяціях, які підтримуються за рахунок розповсюдження спор (Dam, 2013).

Застосування кластерного аналізу (UPGMA алгоритм) дозволило виявити відособленість  $ropul\ 2$  від інших. Кластеризація може бути пов'язана з фактором дистанції між локальними популяціями. З метою виявлення просторової структурованості популяцій *S. commune* застосовували різні методи. Так, тест Мантеля показав, що виконується нульова гіпотеза ( $R^2 = 0,0012$ ), тобто відсутній взаємозв'язок між генетичною компонентою та географічними координатами дослідних зразків. При застосуванні методу головних координат було виявлено взаємозв'язок зразків за генетичним матеріалом у просторі, встановлена подібність дослідних популяцій та найбільший внесок  $ropul\ 1$  у різноманіття за другою головною координатою (рис. 3).

Враховуючи незначну відстань між локаціями, було задіяно просторово-структурний аналіз, який дозволяє виявити кореляцію розповсюдження генотипів у просторі (рис. 4).

Після аналізу отриманих даних можна стверджувати, що жодної структурованості генотипів *S. commune* між дослідженими локальними популяціями не спостерігається.

Порівнюючи дані з раніше отриманими (Boiko, 2015b), ми виявили загальні тенденції: високий потік генів, що зменшується зі збільшенням відстані між локальними популяціями, та низький рівень генетичної диференціації, які свідчать на користь основного способу розповсюдження гриба за допомогою спорових мас.

## Висновки

Для чотирьох ферментних систем трьох локальних популяцій *S. commune* південної частини Києва було встановлено 15 алотипів. Всі досліджені популяції мали значний дефіцит гетерозигот та низький ступінь диференціації генів, що є наслідком високого значення потоку генів ( $N_m = 7,12$ ). Це свідчить про основний спосіб підтримання популяцій за рахунок розповсюдження спор. Виявлена кластеризація вірогідніше за все пов'язана з фактором дистанції між популяціями. Встановлено відсутність взаємозв'язку між генетичною компонентою та географічними координатами зразків, а просторово-структурний аналіз не виявив жодної структурованості генотипів *S. commune*. Отже, отримані нами результати підтверджують те, що досліджені локальні популяції є частинами єдиної природної популяції.

## СПИСОК ПОСИЛАНЬ

- Boiko S.M. 2015a. Allozyme polymorphism in mono- and dikaryotic cultures of fungus *Schizophyllum commune* Fr. (*Basidiomycetes*). *Cytology and Genetics*, 49(1): 27–31. <https://doi.org/10.3103/S009545271501003X>
- Boiko S.M. 2015b. *Ukrainian Botanical Journal*, 72(3): 252–256. [Бойко С.М. 2015. Генетична різноманітність популяцій *Schizophyllum commune* (*Basidiomycetes*) на півночі Донецької області. *Український ботанічний журнал*, 72(3): 252–256]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj72.03.252>
- Boiko S.M. 2018. *Ukrainian Botanical Journal*, 75(2): 191–196. [Бойко С.М. 2018. Стан популяції *Schizophyllum commune* (*Agaricales*, *Basidiomycota*) на території урочища Феофанія. *Український ботанічний*

- журнал, 75(2): 191–196]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj75.02.191>
- Dam N. 2013. Spores do travel. *Mycologia*, 105: 1618–1622. <https://doi.org/10.3852/13-035>
- Hibbett D.S., Fukumasa-Nakai Y., Tsuneda A., Donoghue M.J. 1995. Phylogenetic diversity in shiitake inferred from nuclear ribosomal DNA sequences. *Mycologia*, 87: 618–638. <https://doi.org/10.2307/3760806>
- James T.Y., Porter D., Hamrick J.L., Vilgalys R. 1999. Evidence for limited intercontinental gene flow in the cosmopolitan mushroom *Schizophyllum commune*. *Evolution*, 53(6): 1665–1677. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1999.tb04552.x>
- Kauserud H., Schumacher T. 2003. Regional and local population structure of the pioneer wood-decay fungus *Trichaptum abietinum*. *Mycologia*, 95(3): 416–425.
- Layne E. 1957. Spectrophotometric and turbidimetric methods for measuring proteins. *Methods in Enzymology*, 3: 447–455.
- Manchenko G.P. 2003. *Handbook of detection of enzymes on electrophoretic gels*. Boca Raton, FL: CRC Press, 553 pp.
- Mantel N. 1967. The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research*, 27: 209–220.
- Mishra A.K., Sharma K., Misra R.S. 2010. Isozyme and PCR-based genotyping of epidemic *Phytophthora colocaliae* associated with taro leaf blight. *Archives of Phytopathology and Plant Protection*, 43(14): 1367–1380. <https://doi.org/10.1080/03235400802476450>
- Nei M. 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics*, 89: 583–590.
- Ohm R.A., de Jong J.F., Lugones L.G., Aerts A., Kothe E., Stajich J.E., de Vries R.P., Record E., Levasseur A., Baker S.E., Bartholomew K.A., Coutinho P.M., Erdmann S., Fowler T.J., Gathman A.C., Lombard V., Henrissat B., Knabe N., Kües U., Lilly W.W., Lindquist E., Lucas S., Magnuson J.K., Piumi F., Raudaskoski M., Salamov A., Schmutz J., Schwarze F.W., van Kuyk P.A., Horton J.S., Grigoriev I.V., Wösten H.A. 2010. Genome sequence of the model mushroom *Schizophyllum commune*. *Nature Biotechnology*, 28(9): 957–963. <http://dx.doi.org/10.1038/nbt.1643>
- Peakall R., Smouse P.E. 2006. GenAIEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Molecular Ecology Notes*, 6: 288–295. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2005.01155.x>
- Raper C.A. 1988. *Schizophyllum commune*, a model for genetic studies of the Basidiomycotina. In: *Genetics of Plant Pathogenic Fungi*. Ed. G.S. Sidhu. London: Acad. Press, pp. 511–522. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-033706-4.50038-4>
- Urbanelli S., Della Rosa V., Fanelli C., Fabbri A.A., Reverberi M. 2003. Genetic diversity and population structure of the Italian fungi belonging to the taxa *Pleurotus eryngii* (DC.:Fr.) Quèl and *P. ferulae* (DC.:Fr.) Quèl. *Heredity*. 90(3): 253–259. <https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6800239>
- Xu J. 2006. Fundamentals of fungal molecular population genetic analyses. *Current issues in molecular biology*, 8(2): 75–89.
- Yeh F.C., Yang R., Boyle T.J., Ye Z., Xiyun J.M. 2000. *POPGENE 32, Microsoft Window-based freeware for population genetic analysis, Version 1.32*. Edmonton, Canada: Molecular Biology and Biotechnology Centre, University of Alberta. Available at: <https://sites.ualberta.ca/~fyeh/popgene.html>
- Zuur A.F., Ieno E.N., Smith G.M. 2007. *Analysing Ecological Data*. New York: Springer, 672 pp. <https://doi.org/10.1007/978-0-387-45972-1>

Рекомендує до друку М.М. Сухомлин

# Інтенсивність процесів пероксидного окиснення ліпідів та функціональний стан деревних насаджень при забрудненні довкілля важкими металами

Ольга М. ЗУБРОВСЬКА, Віталій М. ГРИШКО

Криворізький ботанічний сад НАН України  
вул. Маршака 50, Кривий Ріг 50089, Україна  
[zubrovska@ukr.net](mailto:zubrovska@ukr.net)

Zubrovka O.M., Gryshko V.M. 2019. **Intensity of lipid peroxidation processes and state of tree plantations under heavy metal pollution.** *Ukrainian Botanical Journal*, 76(5): 458–468.

Kryvyi Rih Botanical Garden, National Academy of Sciences of Ukraine  
50 Marshaka Str., Kryvyi Rih 50089, Ukraine

**Abstract.** The processes of lipid peroxidation induced by heavy metals in leaves of woody species under the influence of an industrial enterprise were studied. In the assimilation organs of *Populus italica*, a high accumulation of most compounds of heavy metals was found (intratissue contamination was over five-fold higher than in the control), with zinc as the most abundant metal. *Aesculus hippocastanum* in the zone of severe pollution most actively accumulated nickel, while *Betula pendula* accumulated cadmium. At early stages of leaves development, high rates of intratissue contamination were observed for all species. In the leaves of *P. italica*, during their morphogenesis, the level of secondary peroxidation products (TBA-active compounds) was lowest among the studied species and did not exceed the control values by more than 1.8 times. This is apparently due to increased intensity of functioning of antioxidant enzyme systems, such as glutathione and ascorbic (Halliwell-Asada cycle), and high phytochelatin and metallothionein biosynthesis in leaves, which stipulate its highest physiological stability to altered environment. Instead, in the leaves of *A. hippocastanum* and *B. pendula* with low levels of accumulation of most heavy metals, the content of TBA-active products increased 2.7 and 2.9 times, respectively, comparing to the control. It has been shown that plantations of *P. italica* in industrial conditions were relatively stable with a total score of assimilation organs, branches and trunk damage up to 1.3, while in *A. hippocastanum* and *B. pendula* a longterm effect of pollutants at monitoring sites resulted in 25–40% of leaves damaged by necroses and chloroses. Skeletal branches of both species were affected by rot, crown rarity reached more than 40%, and frost cracks 20–25% larger than in the control occurred. *Aesculus hippocastanum* and *B. pendula* are characterized by an unstable qualitative state of 30–60% of individuals which are at various stages of dying or significantly depressed.

**Keywords:** *Aesculus hippocastanum*, *Betula pendula*, chloroses, functional state, necroses, *Populus italica*, TBA-active compounds

Submitted 21 November 2018. Published 31 October 2019

Зубровська О.М., Гришко В.М. 2019. **Інтенсивність процесів пероксидного окиснення ліпідів та функціональний стан деревних насаджень при забрудненні довкілля важкими металами.** *Український ботанічний журнал*, 76(5): 458–468.

**Реферат.** Проведено дослідження розвитку процесів пероксидного окиснення ліпідів, індукованих дією важких металів у листках видів деревних рослин за дії викидів промислового підприємства (ПрАТ "Криворізький суриковий завод"). В асиміляційних органах *Populus italica* встановлено високу інтенсивність акумуляції більшості сполук важких металів (показники внутрішньотканинного забруднення перевищували контроль у понад 5 разів), серед яких максимально інтенсивно концентрувався Цинк. Тоді як *Aesculus hippocastanum* у зоні сильного забруднення найактивніше накопичував Нікель, а *Betula pendula* – Кадмій. Загальною тенденцією для всіх видів на початкових етапах розвитку листків була наявність високих показників внутрішньотканинного забруднення. У листках *P. italica* протягом їхнього морфогенезу рівень вторинних продуктів пероксидації (ТБК-активних сполук) був найнижчим серед досліджуваних видів і не перевищував контрольні показники більше ніж у 1,8 раза. Встановлено, скоріш за все, пояснюється підвищеною інтенсивністю функціонування антиоксидантних ферментних систем, а саме глутатіонової та аскорбінової (цикл Халівала-Асада), та високим рівнем біосинтезу фітохелатинів і металотеонеїнів у листках виду, що обумовлювало його вищу фізіологічну стійкість у змінених умовах довкілля. Натомість у листках *A. hippocastanum* і *B. pendula* при низькому рівні накопичення більшості важких металів вміст ТБК-активних продуктів пероксидації зростав у 2,7 і 2,9 раза порівняно з контролем. Показано, що насадження *P. italica* в промислових умовах виявилися відносно стійкими. Тоді як у *A. hippocastanum* і *B. pendula* довготривала дія полутантів на моніторингових ділянках призводила до ураження 25–40% поверхні листків некрозами і хлорозами. Скелетні гілки обох видів уражалися судинними гнилями, зрідженість крони сягала понад 40%, а на стовбурах зустрічалися морозобійні тріщини на 20–25% більше ніж в умовах контролю. Рослини *A. hippocastanum* і *B. pendula* характеризуються незадовільним якісним станом у 30–60% особин, знаходяться на різних стадіях відмирання чи значно пригнічені.

**Ключові слова:** ТБК-активні сполуки, функціональний стан, хлорози некрози, *Aesculus hippocastanum*, *Betula pendula*, *Populus italica*

© 2019 O.M. Zubrovka, V.M. Gryshko. Published by the M.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine. This is an open access article under the terms of the Creative Commons Attribution License (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>), which permits use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited

## Вступ

Деревні рослини є важливим середовище-утворюючим елементом у містах і сприяють формуванню їхнього ландшафтно-архітектурного вигляду, виконуючи рекреаційну, санітарно-гігієнічну та інші важливі функції. При цьому вони можуть виступати індикаторами стану довкілля. Особливо чутливими до дії стресових факторів є асиміляційні органи, які знаходяться у найбільш тісному контакті із забруднювачами аерогенного характеру (Lukina, Vasilevskaya, 2012; Ramazanova, 2012).

В умовах техногенного забруднення довкілля у великих промислових регіонах з розвиненою металургійною промисловістю міська рослинність акумулює в надлишкових концентраціях різні елементи та сполуки, насамперед важкі метали (Gryshko et al., 2012). Таке поліелементне накопичення токсичних речовин спричинює активацію процесів окиснювальної деструкції в рослинній клітині (Foyer, Shigeoka, 2011; Sima, Fatemeh, 2013). Очевидно, що окисдаційний стрес, як комплекс реакцій організмів на дію стресового чинника, є універсальною відповіддю рослин і здебільшого об'єктивно характеризує їхній фізіологічний стан (Gill, Tuteja, 2010; Batsmanova et al., 2014). У деревних рослин внаслідок такого стресового впливу відбуваються пригнічення фізіолого-біохімічних процесів і зміни в анатомо-морфологічній будові органів, що може призводити до зниження їхньої фізіологічної стійкості, декоративних якостей і зменшення рекреаційної ефективності насаджень (Hlukhov et al., 2006; Gladkov, 2007; Zubrovska, Gryshko, 2016). На сьогодні комплексні

дослідження фізіологічного та функціонального стану деревних насаджень поблизу промислових підприємств, на жаль, досить обмежені. Вони стосуються переважно або визначення впливу важких металів на перебіг процесів пероксидації, або встановлення морфологічних проявів дії поллютантів на асиміляційні органи. Натомість, особливий науково-практичний інтерес викликає з'ясування особливостей акумуляційної здатності листків деревних рослин на різних стадіях їхнього морфогенезу, інтенсивності окисдаційних процесів і рівня ураження вегетативних органів внаслідок стресової дії важких металів. Дослідження цих процесів дозволять визначити придатність видів для озеленення промислових територій. Тому мета роботи полягала в оцінці інтенсивності вільнорадикальних реакцій у листках деревних рослин за різного рівня акумуляції важких металів як одного з критеріїв функціонального стану деревних насаджень.

## Матеріали та методи

Об'єктами досліджень були 20–30-річні дерева *Populus italica* Moench, *Aesculus hippocastanum* L. і *Betula pendula* Roth., що ростуть у зоні сильного забруднення на промайданчику ПрАТ "Криворізький суриковий завод" (табл. 1) і в дендрарії Криворізького ботанічного саду НАН України (умовний контроль). Для аналізу відбирали листки із середини крони південно-західної експозиції у фазі повного розгортання листової пластинки та на 5–10-ту і 80–85-ту доби фази завершення росту листків, які визначали згідно до загальноприйнятих методів (Metodika..., 1975).

Таблиця 1. Вміст рухомих форм важких металів (амонійно-ацетатна витяжка) у ґрунті поблизу Криворізького сурикового заводу, мг/кг

Table 1. Content of mobile forms of some heavy metals (ammonium acetate extract) in soil near Kryvyi Rih Minium Plant, mg/kg

Зона забруднення	Відстань від джерела емісії, м	Напрямок вітру	Zn	Ni	Pb	Cd
			M±m	M±m	M±m	M±m
Сильне забруднення	50–150	південно-західний	63,92±0,49	9,00±0,42	6,13±0,31	2,12±0,08
		північно-східний	25,78±0,07	3,00±0,14	4,27±0,18	0,78±0,15
		східний	22,39±0,19	2,87±0,25	3,98±0,43	0,65±0,05
Слабке забруднення	250–500	південно-західний	43,07±2,31	2,52±0,01	4,05±0,02	1,47±0,01
		північно-східний	18,45±0,97	1,25±0,05	2,65±0,07	0,44±0,05
		східний	12,85±0,75	0,98±0,01	2,08±0,01	0,40±0,04
Слідові концентрації забруднювачів	1000–2000	південно-західний	12,81±0,86	1,50±0,12	0,66±0,05	0,71±0,05
		північно-східний	8,35±0,52	0,48±0,25	0,42±0,04	0,38±0,03
		східний	6,27±0,08	0,25±0,10	0,35±0,10	0,27±0,05

За даними центральної заводської лабораторії Криворізького сурикового заводу при виготовленні сурику залізного в атмосферне повітря разом з пиловими викидами потрапляють такі важкі метали, як Fe, Zn, Pb, Cd, Ni та Cr. Проведені нами раніше визначення токсикантів у ґрунтах на різній відстані від підприємства (Gryshko et al., 2012) дозволили виокремити зони з різним рівнем забруднення (табл. 1).

Вміст важких металів у рослинному матеріалі визначали з використанням атомно-абсорбційного спектрофотометра С-115 (Україна) за загальноприйнятими методами (Metodicheskie..., 1989). Показники внутрішньотканинного забруднення рослин розраховували по відношенню вмісту елементу в листках рослин за умов забруднення до вмісту елементу в контрольних рослин за В.Б. Ільїним (Ilin, Stepanova, 1979). Визначення вмісту ТБК-активних продуктів проводили на спектрофотометрі СФ-2000 (Росія) за В.С. Камишніковим (Kamyshnikov, 2000), білку – за Х.С. Грінберг (Greenberg, Gaddock, 1982) за реакцією з бромфеноловим синім.

Функціональний стан деревних рослин оцінювали за методикою Л.І. Мовсесян (Movsesyan et al., 1978) у модифікації В.М. Гришка (Gryshko et al., 2002). Якісний стан деревних насаджень визначали за <https://zakon.rada.gov.ua/laws/show/z0182-02>, де стан дерев оцінюється як: добрий – дерева здорові, нормально розвинуті, листя густе, рівномірно розміщене на гілках, листя чи хвоя нормального розміру і забарвлення, немає ознак хвороб і шкідників, ран, пошкоджень стовбура і скелетних гілок, а також дупел; задовільний – дерева здорові, але з ознаками вповільненого росту, з нерівномірно розвиненою кроною, на гілках мало листя, є незначні механічні пошкодження і невеликі дупла; незадовільний – дерева дуже ослаблені, стовбури викривлені, крони слабкорозвинені, є сухі та гілки, що засихають, приріст однорічних пагонів незначний, механічно пошкоджені стовбури, є дупла. Сумарний бал ураження рослин характеризує загальний функціональний стан виду за певних умов: 0–1 бал – рослини пригнічені не істотно, стан насаджень добрий; 1,0–1,5 бала – рослини зменшують декоративні якості, насадження потребують ретельного догляду; 1,5–2,0 бала – рослини пригнічені, декоративність значно знижується, необхідна часткова реконструкція

насаджень; понад 2 бали – рослини знаходяться на різних стадіях відмирання, необхідна часткова чи повна реконструкція насаджень.

Повторність у межах окремого варіанту дослідження складала 10 рослин, аналітична повторність 4-кратна. Експериментальні дані статистично обробляли за загальноприйнятими методами параметричної статистики при 95%-му рівні значущості за Б.А. Доспеховим (Dospikhov, 1985).

## Результати та обговорення

Узагальнені розрахунки показників внутрішньотканинного забруднення листків важкими металами за промислових умов (рис. 1, А) свідчать про те, що в листках *Populus italica* найбільше серед усіх досліджених політантів накопичувався Цинк, який належить до класу високонебезпечних сполук і має переважно фоліарний шлях надходження в деревні рослини (Giniyatullin, 2007; Gladkov, 2007). Стосовно високого ступеня накопичення Цинку в рослинах відомо, що він є типовим елементом-біофілом, котрий бере участь у багатьох процесах метаболізму. Тому його розчинні форми доступні для рослин, а поглинання відбувається шляхом активного транспорту через клітинну мембрану за допомогою білків-переносників (CDF- та ZIP-транспортерів) (Guillermo, Cogliatti, 1998; Emamverdian et al., 2015) і зростає з підвищенням концентрації Цинку в ґрунті (Gladkov, 2007).

Так, протягом морфогенезу листової пластинки вміст Цинку в асиміляційних органах виду у понад 11 разів перевищував показники контрольних рослин, що, ймовірно, пов'язане з видовою специфічністю акумуляції Цинку тополями, а саме з його безбар'єрним надходженням до вегетативних органів (Корюлова, 2012; Vetchinnikova et al., 2013). Аналогічний характер накопичення Цинку був встановлений В. Тодешіні зі співавторами (Todeschini et al., 2011) для тополь у зоні дії викидів хімічного заводу. Як видно (див. рис. 1, А), *P. italica* інтенсивно накопичує в листках ще й Кадмій, що, ймовірно, пов'язано з ефектами синергізму між іонами Кадмію та Цинку (Краємер et al., 2000).

Слід зазначити, що для рослин *P. italica* характерна висока інтенсивність акумуляції переважної більшості сполук важких металів, тому він віднесений до групи видів з високим рівнем акумуляції токсикантів. Вочевидь, це пов'язано з тим, що текстура поверхні листків тополь, а саме їхня опушеність і наявність смолистих речовин і

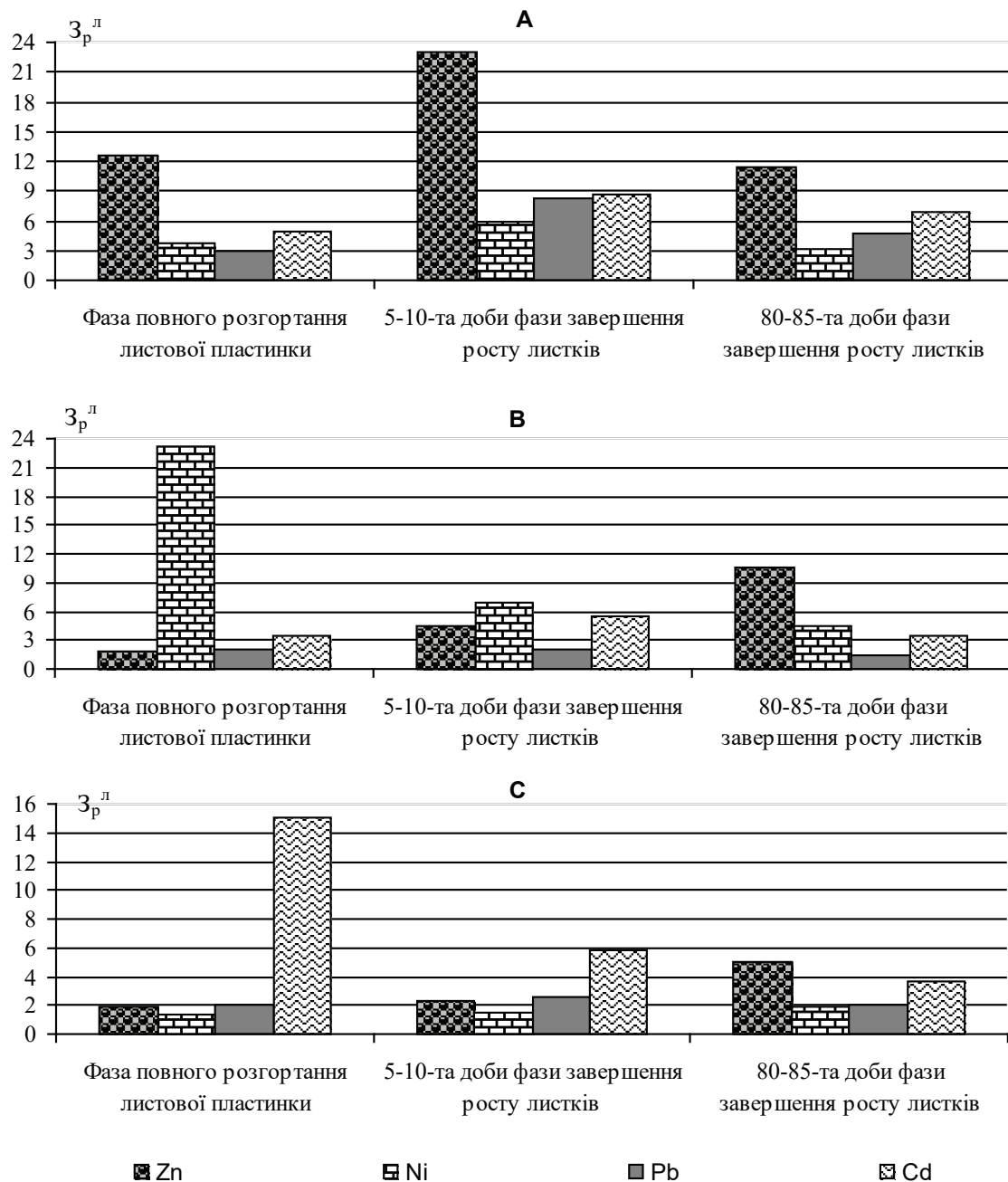


Рис. 1. Індекси внутрішньотканинного забруднення листків ( $Z_p^l$ ) деревних рослин деякими важкими металами за умов сильного забруднення. А: *Populus italica*; В: *Aesculus hippocastanum*; С: *Betula pendula*

Fig. 1. Indices of intratissue contamination of woody plants leaves ( $Z_p^l$ ) by some heavy metals under conditions of severe pollution. A: *Populus italica*; B: *Aesculus hippocastanum*; C: *Betula pendula*

терпенів сприяють більш інтенсивному налипанню пилових часток, які містять сполуки важких металів і, як наслідок, більшому фоліарному проникненню токсичних елементів до органів асиміляції (Giniyatullin, 2007; Zubrovska, Gryshko, 2017).

За промислових умов у *Aesculus hippocastanum* і *Betula pendula*, які були віднесені до групи видів з низьким акумуляційним потенціалом, коефіцієнт біологічної акумуляції Цинку та Плюмбуму як у період повного розгортання листової пластинки, так і на 5–10-ту добу фази завершення росту листків не перевищував 4,2 (рис. 1, В, С), що ймовірно, пояснюється антагоністичною дією між іонами Цинку та Плюмбуму (Gladkov, 2007). Проте, вже на 80–85-ту добу фази завершення росту листків показник внутрішньотканинного забруднення Цинком в асиміляційних органах першого виду зростав у понад 9 разів.

Зазначимо, що *A. hippocastanum* у зоні сильного забруднення ПрАТ "Криворізький суриковий завод" упродовж всього морфогенезу листків найактивніше накопичував Нікель (рис. 1, В). Натомість показники внутрішньотканинного забруднення даним елементом у листках *B. pendula* не суттєво перевищували такі у контрольних рослин (рис. 1, С).

На відміну від *A. hippocastanum*, для *B. pendula* характерне інтенсивне накопичення Кадмію як у фазі повного розгортання листової пластинки, так і на 5–10-ту та 80–85-ту доби фази завершення росту листків (у 15; 6 і 4 рази відповідно більше за контроль). Подібна тенденція щодо інтенсивної акумуляції Кадмію в листках *B. pendula* відмічена у ряді робіт (Giniyatullin, Kulagin, 2009; Vetchinnikova et al., 2013). Цими авторами встановлено, що в умовах забруднення промислових центрів півночі Росії даний вид належить до видів-накопичувачів Кадмію.

Не зважаючи на те, що *A. hippocastanum* серед досліджуваних важких металів найактивніше концентрував у своїх листках Нікель, а *B. pendula* – Кадмій, темпи їхньої акумуляції з часом зменшувалися (рис. 1). Зниження концентрації важких металів у листках рослин є багатофакторним процесом, до якого може призвести, по-перше, активний ріст і потовщення листової пластинки (збільшення її фітомаси), по-друге, формування протягом морфогенезу листової пластинки повноцінного кутикулярного шару, який перешкоджає процесам інтенсивного надходження токсикантів у листки з повітря.

Відомо, що токсична дія більшості важких металів спричинює розвиток оксидативного стресу і супроводжується перебудовами метаболізму рослин, обумовленими як безпосереднім окисненням ліпідів мембран, так і накопиченням продуктів пероксидації, особливо вторинних (Clemens, 2006; Batsmanova et al., 2014). Кількість саме сполук тіобарбітурової кислоти (ТБК-активних метаболітів) вважається важливим показником впливу різних факторів на організм, що дозволяє оцінити функціональний стан рослин та їхню неспецифічну адаптаційну здатність (Foyer, Shigeoka, 2011). У сучасних дослідженнях (Khromykh et al., 2013; Fathi, Varagi Tari, 2016), наприклад, порівнюється можливість використання показників вмісту вторинних продуктів пероксидації, активності антиоксидантних ферментів та співвідношення хлорофілів у листках рослин як маркерів стресової дії гербіцидів та ґрунтової посухи.

Представлені в табл. 2 результати свідчать про те, що підвищений вміст важких металів у листках деревних рослин за сильного забруднення індукує збільшення кількості ТБК-активних сполук. Однак, рівень їхньої концентрації в більшості випадків залежав від концентрації поллютантів в асиміляційних органах та ефективності функціонування фізіолого-біохімічних систем захисту.

Наприклад, в асиміляційних органах *P. italica* впродовж морфогенезу листків рівень вторинних метаболітів пероксидного окиснення ліпідів виявився найнижчим і не перевищував контрольні показники більше, ніж у 1,4–1,8 раза. Напевно, це пов'язано з підвищеною інтенсивністю функціонування антиоксидантних систем, зокрема циклу Халівала-Асада, та високим рівнем біосинтезу фітохелатинів і металотеонеїнів (Yang, Chu, 2011). Так, у наших попередніх дослідженнях (Danilchuk, Gryshko, 2003) показано, що в *P. italica* за меншого рівня забруднення важкими металами для захисту клітин асиміляційних органів використовується переважно аскорбінова кислота, тоді як за високого – ще й глутатіон. Натомість у листках *B. pendula* та *A. hippocastanum* кількість ТБК-активних сполук перевищувала показники контролю відповідно в 2,7 і 2,9 раза на різних фазах морфогенезу листків, що у першого виду, вочевидь, викликане значними темпами біологічної акумуляції Кадмію, а в другого –



Таблиця 2. Вміст ТБК-активних продуктів у листках деревних рослин за комплексної дії важких металів ( $10^{-6}$  М МДА/мг білка)

Table 2. Content of TBA-active products in woody plant leaves under combined effect of heavy metals ( $10^{-6}$  M MDA/mg protein)

Моніторингова ділянка	Фаза повного розгортання листової пластинки		5–10-та доби фази завершення росту листків		80–85-та доби фази завершення росту листків	
	M±m	% до контролю	M±m	% до контролю	M±m	% до контролю
<i>Populus italica</i>						
Умовний контроль	2,64±0,04	—	2,94±0,23	—	4,79±0,09	—
Зона сильного забруднення	3,68±0,21*	139,2	4,48±0,17*	152,3	8,49±0,23*	177,2
<i>Aesculus hippocastanum</i>						
Умовний контроль	2,47±0,05	—	2,51±0,25	—	3,67±0,14	—
Зона сильного забруднення	6,27±0,20*	253,8	6,80±0,04*	270,4	7,21±0,17*	195,9
<i>Betula pendula</i>						
Умовний контроль	4,93±0,28	—	5,08±0,16	—	5,46±0,35	—
Зона сильного забруднення	12,74±0,24*	258,6	13,87±0,18*	273,1	16,02±0,51*	292,7

\*Статистично значуща різниця відносно контролю за критерієм Стьюдента при  $p < 0,05$ .

Нікелю. Це підтверджується сильним позитивним кореляційним зв'язком між вмістом важких металів і рівнем вторинних метаболітів у межах від  $r = +0,95$  до  $r = +1,00$ . Цей факт, відповідно, обумовлює інтенсифікацію утворення вільних радикалів, які посилюють процеси пероксидації, що, ймовірно, призводить до виснаження певних ланок антиоксидантного захисту рослинної клітини (Danilchuk, Gryshko, 2003; Chipilyak, Gryshko, 2014; Ryazanova et al., 2015).

Довготривала стресова дія важких металів і розвиток індукованого ними пероксидного окиснення ліпідів спричинювала суттєві візуальні пошкодження органів деревних рослин. Узагальнену їхню закономірність у нашому дослідженні відображає оцінка функціонального стану насаджень деревних рослин.

Якісний стан насаджень *P. italica* на обох моніторингових ділянках оцінювався як добрий та задовільний (табл. 3). Декоративність рослин в умовному контролі є високою, в зоні сильного забруднення — середньою. Пошкодження некрозами і хлорозами листків *P. italica* в зоні сильного забруднення ПрАТ "Криворізький суриковий завод" збільшувалося до 10%, а ураження шкідниками перевищувало контрольні показники на 15% (табл. 3, рис. 2, А, В).

Як показано вище, високий ступінь біологічної акумуляції важких металів у листках *P. italica* в зоні сильного забруднення не призводив до істотного посилення вільнорадикальних реакцій, тому видимих симптомів погіршення морфометричних характеристик листової пластинки практично не спостерігалось. Очевидно, що стійкість рослин

виду до впливу токсикантів забезпечується розвитком захисних адаптаційно-присосувальних реакцій метаболізму, насамперед за рахунок дії антиоксидантних систем та змін у структурі поверхневого шару кутикули листків. Такої думки дотримуються й інші дослідники, що вивчали пристосувальні зміни листків роду *Populus* до дії надлишкових концентрацій важких металів (Geraskin et al., 2011; Danilchuk, Gryshko, 2012).

У промислових умовах пошкодження стовбуру *P. italica* морозобійними тріщинами було незначним, а їхня площа меншою вчетверо порівняно з іншими досліджуваними видами. Лише 20% особин виду в зоні сильного забруднення мали незадовільний якісний стан і низький рівень декоративності та відзначалися сувоверхістю й всиханням скелетних гілок (табл. 3).

Насадження *A. hippocastanum* за умов контролю мали добрий та задовільний якісний стан, хоча порівняно з іншими видами більше пошкоджувалися шкідниками, зокрема мінуючою міллю каштановою (*Cameraria ohridella* Deschka & Dimić, 1986). Однак останнє є типовим пошкодженням асиміляційних органів цього виду за останні роки в Україні й Західній Європі (Hamanova, 2013; Oszmiański et al., 2014). До того ж на стовбурах були відмічені невеликі морозбійні тріщини загальною площею до 25 см<sup>2</sup> (табл. 3). З огляду на значне пошкодження органів асиміляції шкідниками, рослини вже в першій декаді червня втрачають декоративність, тому зазначений вид не можна розглядати як перспективний для створення ефективних зелених насаджень у містах України.

Таблиця 3. Оцінка функціонального стану насаджень деревних рослин за різного рівня забруднення важкими металами  
 Table 3. Assessment of the state of tree plantation under conditions of various levels of heavy metal pollution

Моніторингова ділянка	Інтенсивність ураження чи пошкодження												3	Якісний стан	Σ
	Стовбур				Гілки		Листки								
	мокрий судинний бактеріоз / морозбійні тріщини		ракові хвороби		гниль та судинні мікози		хлороз		некроз		шкідники				
	см <sup>2</sup>	бал	см <sup>2</sup>	бал	%	бал	%	бал	%	бал	%	бал			
<i>Populus italica</i>															
Умовний контроль	–	0	–	0	2,7	0,1	5,4	0,5	7,8	0,3	2,0	0,3	3,2	д/з – 100	0,4
Зона сильного забруднення	– / 25,0	1,3	60,0	2,0	18,7	0,9	12,0	1,0	16,5	0,6	17,0	1,5	16,5	д/з – 90 н – 10	1,3
<i>Aesculus hippocastanum</i>															
Умовний контроль	– / 25,0	1,3	–	0	3,1	0,2	7,5	0,7	11,3	0,5	15,0	1,3	3,5	д/з – 100	0,7
Зона сильного забруднення	– / 125,0	2,3	–	0	10,5	0,6	58,0	3,0	21,0	0,8	45,6	3,0	41,0	д/з – 40 н – 60	1,9
<i>Betula pendula</i>															
Умовний контроль	– / 24,0	1,3	–	0	2,7	0,2	5,0	0,5	10,0	0,5	2,0	0,2	3,2	д/з – 100	0,6
Зона сильного забруднення	– / 100,0	1,7	120,0	3,0	23,0	0,7	40,0	2,7	51,0	2,0	10,0	1,0	45,0	д/з – 40 н – 60	1,9

"–" пошкодження відсутнє; 3 – зрідженість крони; якісний стан: д – добрий, з – задовільний, н – незадовільний; Σ – сумарний бал ураження.

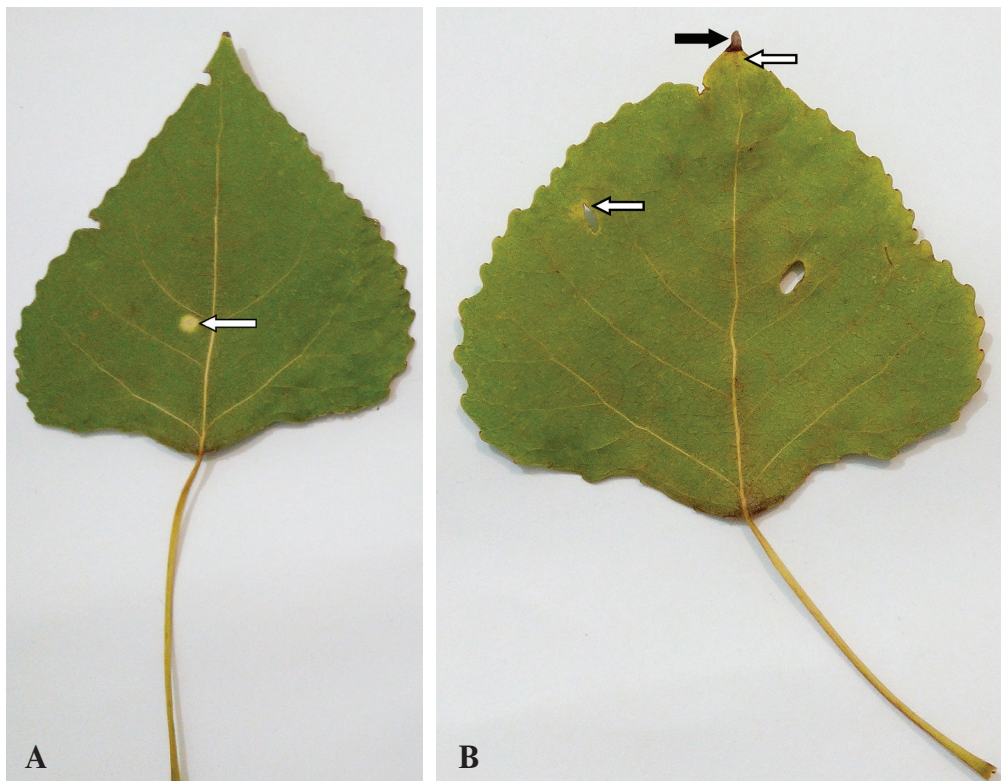


Рис. 2. Ураження листків *Populus italica* хлорозами (біла стрілка) і некрозами (чорна стрілка) у контролі (А) та в зоні сильного забруднення ПрАТ "Криворізький суриковий завод" (В)

Fig. 2. Leaves of *Populus italica* damaged by chlorosis (white arrow) and necrosis (black arrow) under the control conditions (A) and in the zone of severe contamination by the Kryvyi Rih Minium Plant (B)

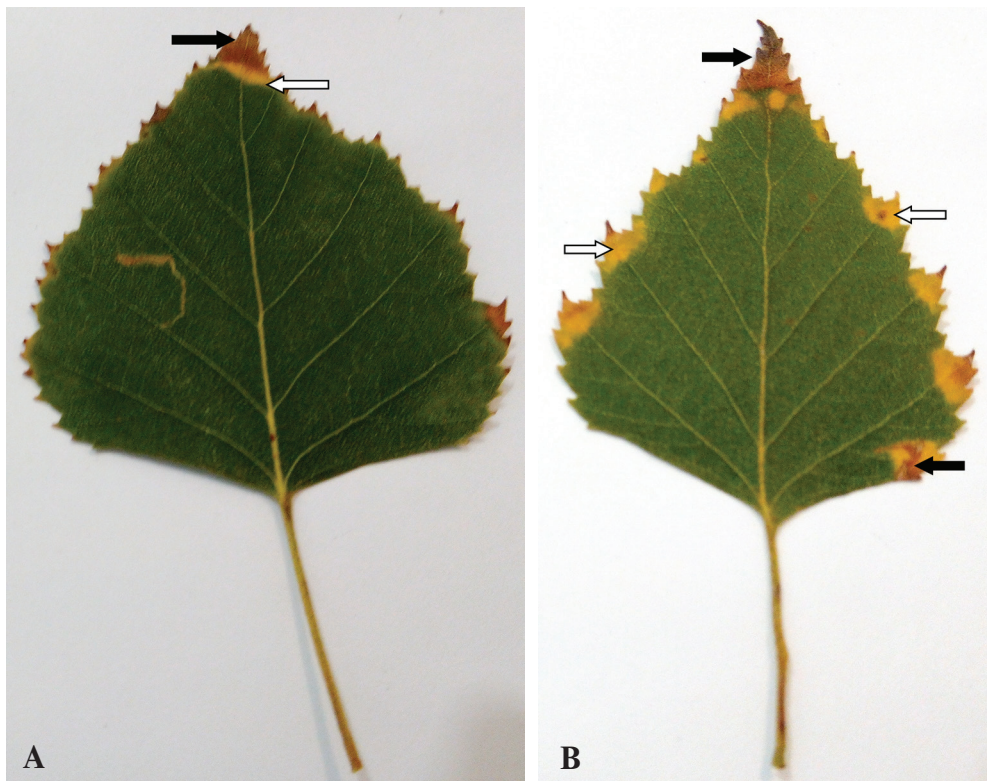


Рис. 3. Ураження листків *Betula pendula* хлорозами (біла стрілка) і некрозами (чорна стрілка) у контролі (А) та в зоні сильного забруднення ПрАТ "Криворізький суриковий завод" (В)

Fig. 3. Leaves of *Betula pendula* damaged by chlorosis (white arrow) and necrosis (black arrow) under the control conditions (A) and in the zone of severe contamination by the Kryvyi Rih Minium Plant (B)

На забрудненій території атмосферні викиди промислового підприємства найсуттєвіше впливали на візуальний стан листків. Так, хлоротичними плямами уражалось понад 50% асиміляційних органів (майже у 8 разів перевищувало контрольні показники), що призводило до зменшення загальної кількості пігментів та активної фотосинтезуючої площі. Головною причиною зниження вмісту основних пігментів фотосинтезу в присутності важких металів є пригнічення біосинтезу хлорофілів, пов'язане, в першу чергу, з безпосередньою дією іонів металів (у нашому випадку Нікелю та Кадмію) на активність ферментів та розвитком вільнорадикальних реакцій у клітинах листків. Опосередковану дію металів на біосинтез хлорофілів, на думку деяких вчених, можна пояснити незбалансованим забезпеченням рослин біофільними елементами або їхнім дефіцитом (Norvath et al., 1995; Koshkin et al., 2012).

Кількість скелетних гілок *A. hippocastanum*, уражених гнилями та судинними мікозами, втричі

перевищувала таку в контролі (табл. 3). Також на стовбурах відмічена найбільша площа морозобоїн (у середньому 125 см<sup>2</sup>). Для рослин характерною була суховерхість і зрідженість крони в понад 40%. Загалом насадження *A. hippocastanum* мали незадовільний стан і низьку декоративність.

Рослини *B. pendula* за контрольних умов характеризувалися добрим якісним станом і були високодекоративними, що підтверджує й низький сумарний бал ураження рослин у насадженнях, який не перевищував 0,6 (табл. 3). Проте відмітимо, що високий ступінь забруднення, характерний для великих промислових міст, призводить до послаблення загального стану рослин *B. pendula*, їхнього передчасного старіння, зниження продуктивності, ураження хворобами й пошкодження шкідниками, всихання та загибелі.

Деякі автори (Ikun, 1978; Bashmakov, Lukatkin, 2009) відносять *B. pendula* до чутливих видів по відношенню до багатьох забруднювачів. Інші вказують на той факт, що за умов техногенного

навантаження вже на початку вегетації *Betula pendula* та *B. czerepanovii* іони Нікелю та Кадмію проявляють токсичну дію на процеси мітотичних поділів клітин в апексах бруньок пагонів, а також на наступні стадії їхньої проліферації (Erofeeva, Naumova, 2010; Lukina, Vasilevskaya, 2012). У подальшому це призводить до зменшення розмірів листових пластинок і пригнічення їхньої функціональної активності.

Нами встановлено, що послаблення життєвого стану *B. pendula* в зоні сильного забруднення виявилось, насамперед, у високому (у 8 разів більше за контроль) ураженні листків некрозами та крайовими хлорозами (табл. 3, рис. 3, В). Необхідно зауважити, що у *B. pendula*, як і у *A. hippocastanum*, стресова дія важких металів, а саме Кадмію та Нікелю, призводила до суттєвішого утворення активних форм кисню, ніж їхнє елімування, внаслідок чого порушувалася рівновага між процесами пероксидації та функціонування захисних систем організму, що проявлялося в зміні вмісту пігментів у листках і розвитку хлоротичних і некротичних плям. Стовбур більшості особин був пошкоджений великими й глибокими морозобійними тріщинами загальною площею в середньому 100 см<sup>2</sup>. Отже, насадження з *B. pendula* в промислових умовах мали незадовільний якісний стан та були значно пригнічені.

## Висновки

В умовах промислового забруднення виявлена видоспецифічна закономірність акумуляції важких металів у листках деревних видів. Так, для *Populus italica*, порівняно з іншими, характерною була висока інтенсивність акумуляції переважної більшості сполук важких металів, серед яких впродовж усього розвитку листків максимально інтенсивно накопичувався Цинк. Натомість *Aesculus hippocastanum* у фазі повного розгортання листової пластинки найактивніше накопичував Нікель, а *Betula pendula* – Кадмій. Рівні інших токсикантів у листках останніх двох видів не перевищували такі в контрольних рослин більше, ніж учетверо.

За умов забруднення важкими металами у *B. pendula* і *A. hippocastanum* встановлено підвищення в понад удвічі відносно контролю концентрації ТБК-активних сполук, яке узгоджується з високим рівнем ураження листків хлорозами і некрозами та максимальним серед досліджуваних видів

сумарним балом ушкодження. Тоді як для *P. italica*, у якого кількість ТБК-активних метаболітів зростала лише на 52%, характерним було менш значне ураження листків і найменший сумарний бал ушкоджень рослин. Тобто, вміст ТБК-активних продуктів в асиміляційних органах рослин може слугувати критерієм функціонального стану видів у зелених насадженнях.

Довготривала дія важких металів у надлишкових концентраціях призводила до візуальних пошкоджень органів деревних рослин. *Populus italica* в промислових умовах виявився відносно стійким. Натомість у *A. hippocastanum* і *B. pendula* листки у 8 разів більше за контроль уражалися некрозами й хлорозами, на стовбурах зустрічалися на 20–25% більші за розмірами морозобійні тріщини, скелетні гілки вражалися судинними гнилями, а зрідженість крони становила понад 40%. Рослини даних видів характеризувалися незадовільним якісним станом у 30–60% особин і знаходилися на різних стадіях відмирання чи були значно пригнічені. Їхні насадження потребують часткової або повної реконструкції.

## СПИСОК ПОСИЛАНЬ

- Bashmakov D.I., Lukatkin A.S. 2009. *Ekologo-fiziologicheskie aspekty akkumulyatsii i raspredeleniya tyazhelykh metallov u vysshikh rasteniy*. Ed. A.S. Lukatkin. Saransk: Izd-vo Mordovskogo un-ta, 236 pp. [Башмаков Д.И., Лукаткин А.С. 2009. *Эколого-физиологические аспекты аккумуляции и распределения тяжелых металлов у высших растений*. Ред. А.С. Лукаткин. Саранск: Изд-во Мордовского ун-та, 236 с.]
- Batsmanova L., Taran N., Okanenko A., Kosyan A. 2014. Oxidation stress is adaptative reaction inductor of winter wheat varieties. *Agriculture (Polnohospodarstvo)*, 60(2): 70–76.
- Chipilyak T.F., Gryshko V.M. 2014. *Ukrainian Botanical Journal*, 71(5): 614–619. [Чипиляк Т.Ф., Гришко В.М. 2014. Особливості фізіологічної адаптації *Hemerocallis lilioasphodelus* і *H. middendorffii* (Hemerocallidaceae) до техногенного забруднення. *Український ботанічний журнал*, 71(5): 614–619]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj71.05.614>
- Clemens S. 2006. Toxic metal accumulation, responses to exposure and mechanisms of tolerance in plants. *Biochimie*, 88: 1707–1719.
- Danilchuk O.V., Gryshko V.M. 2003. *Bulletin Taras Shevchenko National University of Kyiv. Introduction and conservation of plant diversity*, 6: 42–43. [Данильчук О.В., Гришко В.М. 2003. Вміст аскорбінової кислоти та глутатіону у тополі в умовах забруднення важкими металами. *Вісник Київського національного університету. Інтродукція та збереження рослинного різноманіття*, 6: 42–43].

- Danilchuk O.V., Gryshko V.N. 2012. *Agrobiologia*, 8(94): 57–60. [Данильчук О.В., Гришко В.М. 2012. Оцінка стану насаджень тополь на промислових майданчиках гірничорудних підприємств. *Агробіологія: Збірник наукових праць*, 8(94): 57–60].
- Dospikhov V.A. 1985. *Metodika polevogo opyta (s osnovami statisticheskoy obrabotki rezultatov issledovaniy)*. Moscow: Agropromizdat, 351 pp. [Доспехов В.А. 1985. *Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований)*. Москва: Агропромиздат, 351 с.].
- Emamverdian A., Ding Yu., Mokhberdoran F., Xie Yi. 2015. Heavy Metal Stress and Some Mechanisms of Plant Defense Response. *Hindawi Publishing Corporation The Scientific World Journal*. Article ID 756120, 18 pp. <http://doi.org/10.1155/2015/756120>
- Erofeeva E.A., Naumova M.M. 2010. *Vestnik of Lobachevsky State University of Nizhni Novgorod. Series Biologiya*, 1: 140–143. [Ерофеева Е.А., Наумова М.М. 2010. Взаимосвязь физиолого-морфологических показателей листовой пластинки берёзы повислой с содержанием в ней тяжелых металлов. *Вестник Нижегородского университета. Серия Биология*, 1: 140–143].
- Fathi A., Barari Tari D. 2016. Effect of Drought Stress and its Mechanism in Plants. *International Journal of Life Sciences*, 10(1): 1–6. <http://doi.org/10.3126/ijls.v10i1.14509>
- Foyer C.H., Shigeoka S. 2011. Understanding oxidative stress and antioxidant functions to enhance photosynthesis. *Plant Physiology*, 155: 93–100.
- Geraskin S., Evseeva T., Oudalova A. 2011. Plants as a tool for the environmental health assessment. *Encyclopedia of Environmental Health. Elsevier Science*, 1: 571–579.
- Gill S.S., Tuteja N. 2010. Reactive oxygen species and antioxidant machinery abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiology and Biochemistry*, 48(12): 909–930.
- Giniyatullin R.Kh. 2007. *Forestry Bulletin*, 1: 53–56. [Гиниятуллин Р.Х. 2007. Биоконсервация металлов в надземных органах тополя бальзамического в условиях промышленного загрязнения. *Лесной вестник*, 1: 53–56].
- Giniyatullin R.Kh., Kulagin A.Yu. 2009. *News of the Samara Science Centre of the Russian Academy of Sciences (Izvestiya Samarskogo Nauchnogo Tsentra RAN)*, 11(1): 223–227. [Гиниятуллин Р.Х., Кулагин А.Ю. 2009. Экологическая роль березы повислой в ограниченной циркуляции металлов в условиях техногенного загрязнения. *Известия Самарского НЦ РАН*, 11(1): 223–227].
- Gladkov E.A. 2007. *Ecology*, 1: 71–74. [Гладков Е.А. 2007. Влияние комплексного взаимодействия тяжелых металлов на растения мегаполисов. *Экология*, 1: 71–74].
- Greenberg Ch.S., Gaddock Rh.R. 1982. Rapid single step membrane proteine assay. *Clinical Chemistry*, 28(7): 1726–1728.
- Gryshko V.N., Plyuto K.B., Stolyarenkova Z.N. 2002. In: *Rol botanichnykh sadiv v zelenomu budivnytstvi mist, kurortnykh ta rekreatsinykh zon: materialy mizhnarodnoyi konferentsii*, part 1, Odesa, pp. 126–131. [Гришко В.Н., Плюто К.Б., Столяренко З.Н. 2002. К методике оценки состояния древесных растений в условиях городской среды. У зб.: *Роль ботаничних садів в зеленому будівництві міст, курортних та рекреаційних зон: матеріали міжнародної конференції (м. Одеса, 15–17 травня 2002 р.)*, ч. 1. Одеса, с. 126–131].
- Gryshko V.M., Syshchykov D.V., Piskova O.M., Danylchuk O.V., Mashtaler N.V. 2012. *Vazhki metaly: nadkhodzhennya v grunty, translokatsiya u roslynakh ta ekolohichna nebezpeka*. Donetsk: Donbas, 303 pp. [Гришко В.М., Сишиков Д.В., Піскова О.М., Данильчук О.В., Машталер Н.В. 2012. *Важкі метали: надходження в ґрунти, транслокація у рослинах та екологічна безпека*. Донецьк: Донбас, 303 с.].
- Guillermo S.-M.E., Cogliatti D.H. 1998. The regulation of zinc uptake in wheat plants. *Plant Science*, 137(6): 1–12.
- Hamanova O.M. 2013. *Plant protection and quarantine (Zakhyst i karantyn roslyn)*, 59: 45–52. [Гаманова О.М. 2013. Захист гіркого каштана звичайного від каштанової мінулої моли. *Захист і карантин рослин*, 59: 45–52].
- Hlukhov O.Z., Safonov A.I., Khyzhnyak N.A. 2006. *Fitoindykatsiya metalopresynhu v antropohenno transformovanomu seredovyshchi*. Donetsk: Nord-Press, 360 pp. [Глухов О.З., Сафонов А.І., Хижняк Н.А. 2006. *Фітоіндикація металопресингу в антропогенно трансформованому середовищі*. Донецьк: Норд-Прес, 360 с.].
- Horvath G., Droppa M., Horvath L.J., Szalontai B. 1995. Effects of heavy metal induced stress on the photosynthetic membrane characteristics. *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica*, 30(1–2): 127–129.
- Ilkun G.M. 1978. *Zagryazniteli atmosfery i rasteniya*. Kiev: Naukova Dumka, 247 pp. [Илькун Г.М. 1978. *Загрязнители атмосферы и растения*. Киев: Наукова думка, 247 с.].
- Ilin V.B., Stepanova M.D. 1979. *Soil Science (Pochvovedenie)*, 11: 61–67. [Ильин В.Б., Степанова М.Д. 1979. Относительные показатели загрязнения в системе почва–растение. *Почвоведение*, 11: 61–67].
- Instruktsiya z inventaryzatsiyi zelenykh nasadzen' u naselennykh punktakh Ukrainy*. 2007–onward. Available at: <https://zakon.rada.gov.ua/laws/show/z0182-02> [Інструкція з інвентаризації зелених насаджень у населених пунктах України. 2007. Режим доступу: <https://zakon.rada.gov.ua/laws/show/z0182-02>]
- Kamyshnikov V.S. 2000. *Spravochnik po kliniko-biokhimi-cheskoy laboratornoy diagnostike*, vol. 2. Minsk: Belarus, 207 pp. [Камышников В.С. 2000. *Справочник по клинико-биохимической лабораторной диагностике*, т. 2. Минск: Беларусь, 207 с.].
- Khromykh N.O., Rossykhina-Halycha H.S., Lykholat Yu.V. 2013. *Scientific journal of the National Pedagogical University named after M.P. Drahomanov. Series 20. Biology (Naukovyy chasopys Natsional'noho pedahohichnoho universytetu imeni M.P. Drahomanova. Seriya 20. Biologiya)*, 5: 81–88. [Хроміх Н.О., Россихіна-Галича Г.С., Лихолат Ю.В. 2013. Післядія гербіцидної обробки на окисно-відновну активність та вміст

- хлорофілу у рослин пшениці наступної генерації. *Науковий часопис Національного педагогічного університету імені М.П. Драгоманова. Серія 20. Біологія*, 5: 81–88].
- Kopylova L.V. 2012. *Heavy metals accumulation in tree plants in urban area of Eastern Trans-Baikal*: Cand. Sci. Diss. Abstract. Ulan-Ude, Buryat State University, 23 pp. [Копылова Л.В. 2012. *Накопление тяжелых металлов в древесных растениях на урбанизированных территориях восточного Забайкалья*: автореф. дис. ... канд. биол. наук: спец. 03.02.08 "Экология". Улан-Удэ, Бурятский государственный университет, 23 с.].
- Koshkin E.I., Vagun I.V., Volovik V.T. 2012. *News of the Timiryazev Agricultural Academy (Izvestiya TSKhA)*, 2: 32–42. [Кошкин Е.И., Вагун И.В., Воловик В.Т. 2012. Продуктивность и структура урожая ярового рапса при моноэлементном загрязнении почв тяжелыми металлами. *Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии*, 2: 32–42].
- Kraemer U., Pickering I.J., Prince R.C., Raskin I., Salt D.E. 2000. Subcellular localization and speciation of nickel in hyperaccumulator and non-accumulator *Thlaspi species*. *Plant Physiology*, 122(4): 1343–1353.
- Lukina Yu.M., Vasilevskaya N.V. 2012. *Plant resources (Rastitelnye resursy)*, 48(1): 51–58. [Лукина Ю.М., Василевская Н.В. 2012. Воздействие промышленного загрязнения на строение листа *Betula czerepanovii* (Betulaceae). *Растительные ресурсы*, 48(1): 51–58].
- Metodika fenologicheskikh nablyudeniy v botanicheskikh sadakh SSSR*. 1975. Moscow: GBS AN SSSR, 27 pp. [Методика фенологических наблюдений в ботанических садах СССР. 1975. Москва: ГБС АН СССР, 27 с.].
- Metodicheskie ukazaniya po opredeleniyu tyazhelykh metall-ov v pochvakh selkhozugodiy i produktsii rastenievodstva*. 1989. Moscow, 62 pp. [Методические указания по определению тяжелых металлов в почвах сельхозугодий и продукции растениеводства. 1989. Москва, 62 с.].
- Movsesyan L.I., Kosoglazov A.A., Oleynikov G.F. 1978. Otsenka ustoychivosti drevesno-kustarnikovykh porod v gorodskikh nasazhdeniyakh k boleznyam i vreditelyam. In: *Novye priemy ozeleneniya gorodov*, issue 156. Moscow: Akademiya Kommunalnogo khozyaistva, pp. 43–47. [Мовсесян Л.И., Косоглазов А.А., Олейников Г.Ф. 1978. Оценка устойчивости древесно-кустарниковых пород в городских насаждениях к болезням и вредителям. В кн.: *Новые приемы озеленения городов*, вып. 156. Москва: Академия коммунального хозяйства, с. 43–47].
- Oszmianski J., Kalisz S., Aneta W. 2014. The content of phenolic compounds in leaf tissues of White (*Aesculus hippocastanum* L.) and Red Horse Chestnut (*Aesculus carea* H.) colonized by the Horse Chestnut Leaf Miner (*Cameraria ohridella* Deschka & Dimić). *Molecules*, 19: 14625–14636.
- Ramazanova Z.R. 2012. *Adaptive structural and functional features of shoots of woody plants in the conditions of the city of Makhachkala*: Cand. Sci. Diss. Abstract. Makhachkala, Dagestan State University, 26 pp. [Рамазанова З.Р. 2012. *Адаптивные структурно-функциональные особенности побегов древесных растений в условиях г. Махачкалы*: автореф. дис. ... канд. биол. наук: спец. 03.02.08 "Экология (биология)". Махачкала, ГОУВПО "Дагестанский государственный университет", 26 с.].
- Ryuzanova M.Ye., Batsmanova L.M., Kovalenko M.S., Mykhal's'ka L.M., Shvartau V.V. 2015. *Plant Physiology and Genetics*, 47(6): 497–504. [Рязанова М.Е., Батманова Л.М., Коваленко М.С., Михальська Л.М., Швартау В.В. 2015. Вплив іонів Міді та рН середовища на антиоксидантну активність у тканинах коренів проростків озимої пшениці. *Физиология растений и генетика*, 47(6): 497–504].
- Sima Gh., Fatemeh Z. 2013. Histological and ultrastructure changes in *Medicago sativa* in response to lead stress. *Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry*, 2(2): 20–29.
- Todeschini V., Lingua G., D'Agostino G., Carniato F., Roccotiello E., Berta G. 2011. Effects of high zinc concentration on poplar leaves: a morphological and biochemical study. *Environmental and Experimental Botany*, 71(1): 50–56.
- Vetchinnikova L.V., Kuznetsova T.Yu., Titov A.F. 2013. *Transactions of Karelian Research Centre of Russian Academy of Science (Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN)*, 3: 68–73. [Ветчинникова Л.В., Кузнецова Т.Ю., Титов А.Ф. 2013. Особенности накопления тяжелых металлов в листьях древесных растений на урбанизированных территориях в условиях Севера. *Труды Карельского НЦ РАН*, 3: 68–73].
- Yang Z., Chu C. 2011. Towards in understanding plant response to heavy metal stress. In: *Abiotic Stress in Plants – Mechanisms and Adaptations*. Shanghai: InTech, pp. 59–78.
- Zubrovskaya O.M., Gryshko V.M. 2016. *Studia Biologica*, 10(3–4): 47–60. [Зубровська О.М., Гришко В.М. 2016. Видоспецифічні зміни кутикулярних ліпідів і процеси пероксидного окиснення ліпідів у листках деревних рослин у промислових умовах. *Біологічні студії*, 10(3–4): 47–60. Режим доступу: [http://nbuv.gov.ua/UJRN/bist\\_2016\\_10\\_3-4\\_6](http://nbuv.gov.ua/UJRN/bist_2016_10_3-4_6) ]
- Zubrovskaya O.M., Gryshko V.M. 2017. *Plant Physiology and Genetics*, 49(5): 444–451. [Зубровська О.М., Гришко В.М. 2017. Вплив важких металів на процеси пероксидного окиснення та склад ліпідних компонентів поверхнього шару кутикули листків деревних рослин. *Физиология растений и генетика*, 49(5): 444–451].

Рекомендує до друку О.К. Золотарьова



**Пам'яті чеського ботаніка  
доктора ВЛАДІМІРА ЄГЛІКА  
(1940–2019)**



Сумна звістка надійшла до нас із Праги, 18 травня 2019 р. пішов із життя видатний чеський вчений, доктор біологічних наук Владімір Єглік (RNDr Vladimír Jehlík, DrSc). З його ім'ям пов'язані дослідження в галузі синантропної флористики та геоботаніки, а оригінальні праці вченого вже стали класичними.

Владімір Єглік народився 20 травня 1940 р. у містечку Їчин (Кралоупоградський край, Чехія). З дитинства він захоплювався природознавством, а під час навчання в гімназії м. Фридлант майбутній вчений став активним дописувачем "Збірника Ліберецького Північно-Чеського музею". Навчався на природознавчому факультеті Карлового університету в Празі, який закінчив у 1963 р., підготувавши дипломну роботу на тему "Rastlinné spoločenstvá Frýdlantského výbežku". Після закінчення навчального закладу В. Єглік спочатку працював науковим співробітником відділу дослідження антропофітів, потім – відділу таксономії Інституту ботаніки Чехословацької АН в Пругоніце (1963–1996), пізніше – науковим співробітником Науково-дослідного інституту рослинництва в Празі (1996–1999). У 1977 р.

В. Єглік захистив кандидатську дисертацію на тему "Vegetaciá železnic vo východnej polovici severných Čech" ("Рослинність залізниць східної частини північної Чехії"), а в 2000 р. – докторську – "Cizí expanzivní plevele České republiky a Slovenské republiky" ("Чужорідні експансивні [інвазійні] бур'яни Чеської та Словацької республік"). У 2015 р. за вагомі наукові дослідження флори та рослинності Словаччини й багаторічну плідну діяльність йому було присуджено премію Йозефа Голуба Словацького ботанічного товариства при Словацькій АН.

Наукові інтереси В. Єгліка були пов'язані з вивченням різних аспектів синантропізації рослинного покриву. Особливе місце у його дослідженнях займало вивчення флори та рослинності залізниць Чехії, Словаччини, України та морських портів Центральної Європи. При вивченні адвентивної фракції флори він багато уваги приділяв географії, екології та систематиці інвазійних видів рослин. Наукові праці вченого відзначаються новим підходом до проблеми фітоінвазій та оригінальністю аналізу отриманих матеріалів, зокрема даних щодо біології, стратегії видів адвентивних рослин, тенденцій та прогнозу їхнього поширення. У монографії "Cizí expanzivní plevele České republiky a Slovenské republiky" (Jehlík et al., 1998) детально проаналізовано 41 вид адвентивних рослин, узагальнено відомості про первинний та вторинний ареал, систематику, екологію, поширення в Чехії та Словаччині (що підтверджено картографічним матеріалом), поведінку видів у нових місцезростаннях, подано прогноз їхнього поширення. Значним досягненням Владіміра Єгліка у співпраці зі своїм наставником професором Славомилом Гейни було виявлення та обґрунтування основних міграційних шляхів розповсюдження чужорідних видів, зокрема східного, паннонського та ельбського ("Labská cesta adventivov"). Дослідження рослинного покриву

залізниць та портів, проведені дослідником у Східній Європі, дозволили йому реалізувати давню мрію – описати східний шлях міграцій видів адвентивних рослин у Середню Європу. Він вніс низку свіжих ідей у синантропну ботаніку, однією з яких є розмежування видів адвентивних рослин на групи моно-, оліго- і полігемерохорів залежно від числа шляхів їхньої міграції в регіон.

У своїй останній роботі "Die Vegetation und Flora der Flusshäfen Mitteleuropas" (Jehlík, 2013) автор узагальнив багаторічні дані (1968–2009) щодо флори та рослинності 62 річкових портів Центральної Європи (Чехії, Словаччини, Німеччини, Угорщини, Австрії). Дослідження охоплено Влтавсько-ельбський та дунайський водні шляхи. Виявлено 1255 видів судинних рослин та 94 рослинні угруповання, зокрема 7 нових асоціацій та субасоціацій, здійснено їхній структурний аналіз, встановлено основні способи занесення видів адвентивних рослин та шляхи їхнього поширення. Видання високо оцінили фахівці, зокрема Alois Švančara у рецензії на працю писав, що кожний, хто в Європі займатиметься цією проблематикою, обов'язково скористається даною книгою.

Усі наукові публікації вченого базуються на власних матеріалах, отриманих під час численних експедицій Європою, звідки він привіз багатий гербарій – понад 32 000 гербарних аркушів, які зберігаються в Інституті ботаніки Чеської АН.

Ще однією зацікавленістю вченого була таксономія. Під впливом відомого польського вченого професора Кшиштофа Ростаньського з Сілезького університету Владімір Єглік

тривалий час досліджував природньо-видову диференціацію роду *Oenothera* L. у флорах Чехії та Словаччини, результатом якого стала низка праць (Jehlík, Rostański, 1977, 1979; Jehlík, 1993), монографічне опрацювання цієї складної групи для "Flóra Slovenska" (Jehlík, Zagradsniková, 1988) та "Květena České republiky" (Jehlík, 1997). Він був одним із найкращих дослідників роду *Oenothera* в Європі, автором та співавтором новоописаних таксонів: *O. moravica* K.Rostański & V.Jehlík (= *O. fallax* Renner em. K.Rostański × *O. victorinii* R.R.Gates & Catches), *O. slovacica* K.Rostański & V.Jehlík (*O. salicifolia* Desf. ex G.Don f. × *O. turoviensis* K.Rostański), *O. rubricaulis* Klebahn var. *dentifolia* V.Jehlík & K.Rostański, *O. issleri* Renner ex K.Rostański var. *silesiacoides* K.Rostański & V.Jehlík, *O. chicaginensis* De Vries & Renner var. *multiflora* K.Rostański & V.Jehlík, *O. victorini* f. *rostanskii* (V.Jehlík) V.Jehlík & K.Rostański. Ряд публікацій вченого присвячені систематиці родів *Amaranthus* L., *Setaria* P.Beauv., *Oxalis* L., *Chenopodium* L.

Владімір Єглік неодноразово відвідував Україну, вивчав флору річкових (Київ) та морських портів півдня та південного-сходу України (Одеса, Іллічівськ, Ізмаїл, Рені, Маріуполь), залізниць Закарпаття (Ужгород, Чоп) та Донбасу (Донецьк, Маріуполь). Результатом досліджень стали спільні наукові публікації.

У нашій пам'яті Владімір Єглік залишився як високоерудований, відданий своїй праці вчений, творча, добра та скромна людина.

Вічна йому пам'ять.

*М.В. ШЕВЕРА, В.В. ПРОТОПОПОВА,  
М. ЗАЛІБЕРОВА, Я. МАСКОВА,  
В.К. ТОХТАРЬ, А. РОСТАНЬСЬКИЙ*



---

**Український ботанічний журнал, т. 76, № 5, 2019.** Національна академія наук України. Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного. Науковий журнал. Заснований у 1921 р. Виходить один раз на два місяці (українською, англійською та російською мовами). Головний редактор С.Л. Мосякін

Затверджено до друку вченою радою Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України  
(протокол № 11 від 08 жовтня 2019 року)

Реєстраційне свідоцтво серії КВ № 12179-1063ПР від 11.01.2007 р.

Редактор *О.В. Пилипенко*  
Технічний редактор *О.Є. Бондаренко*  
Комп'ютерна верстка *Д.С. Решетников*

---

Формат 84×108/16. Ум.-друк. арк. 9,0. Обл.-вид. арк. 11,5. Тираж 176 прим. Зам. №

---

---

Віддруковано ВД "Академперіодика" НАН України  
вул. Терещенківська, 4, Київ 01004  
Свідоцтво суб'єкта видавничої справи ДК № 544 від 27.07.2001

